Tome 41 1977. Fascicule 2

REVUE DE MYCOLOGIE

Directeur Roger HEIM Membre de l'Institut

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12 rue Buffon, 75005 PARIS

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

J.P. SCHRANTZ. — Morphogenèse et ultrastructure du stade conidien du *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. 135

M.N. KAMAT, V.G. RAO & V. SUBRAMONIAM. — Some observations on the nature of host-fungus relationship in market pathology. 171

M. LOCQUIN-LINARD. — *Chaetopreussia chadefaudii*, n. g., n. sp., (Ascoloculaire : Sporormiaceae) remarquable par ses fulcres. 181

J. KOHLMEYER. — New genera and species of higher fungi from the deep sea (1615-5315 m). 189

M. F. ROQUEBERT. — Structure et signification du col des phialides. . . . 207

C.V. SUBRAMANIAN & C. RAJENDRAN. — Developmental morphology of Ascomycetes. I. *Edyuillia athecia*. 223

A. BELLEMERE. — L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes : Étude ultrastructurale comparative. 233

J.A. von ARX. — On *Yukonia caricis* and some other Ascomycetes. 265

E.S. LUTTRELL. — Correlations between conidial and ascigerous state characters in *Pyrenophora*, *Cochliobolus* and *Setosphaeria*. 271

Les manuscrits doivent être adressés à Madame M. F. ROQUEBERT, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

P. 105

REVUE
DE
MYCOLOGIE

Directeur : Roger HEIM

TOME QUARANTE ET UN
1977

COMITÉ DE LECTURE

MM. BOIDIN J. (Lyon), CAILLEUX R. (Paris), GAMS W. (Baarn, Hollande), JOLY P. (Paris), MANGENOT F. (Nancy), MOUCHACCA J. (Paris), Mme NICOT J. (Paris), M. PEGLER D. N. (Kew, G. B.), Mme PERREAU J. (Paris), Mme ROQUEBERT M. F. (Paris), M. SUTTON B. C. (Kew, G. B.).

ADMINISTRATION : Mme LOCQUIN-LINARD M. et M. ZAMBETTAKIS Ch.

Copyright © 1977. *Revue de Mycologie*
Éditeur : A. D. A. C.

Source : MNHN, Paris

REVUE DE MYCOLOGIE

CONTENTS

(Tome 41, Fasc. 2, 1977)

J.P. SCHRANTZ. — Morphogenesis and ultrastructural study of *Xylaria polymorpha* conidial state. 135

M.N. KAMAT, V.G. RAO & V. SUBRAMONIAM. — Some observations on the nature of host-fungus relationship in market pathology. 171

M. LOCQUIN-LINARD. — *Chaetopreussia chadefaudii*, n. g., n. sp., (Ascoloculares, Sporormiaceae) remarkable by its appendages. 181

J. KOHLMEYER. — New genera and species of higher fungi from the deep sea (1615-5315 m). 189

M. F. ROQUEBERT. — Structure and meaning of the phialides necks. . . . 207

C.V. SUBRAMANIAN & C. RAJENDRAN. — Developmental morphology of Ascomycetes. I. *Edyuillia athecia*. 223

A. BELLEMERE. — Apical apparatus of some Discomycetes asci : Ultrastructural study. 233

J.A. von ARX. — On *Yukonia caricis* and some other Ascomycetes. 265

E.S. LUTTRELL. — Correlations between conidial and ascigerous state characters in *Pyrenophora, Cochliobolus* and *Setosphaeria*. 271

Source : MNHN, Paris

MORPHOGENESE ET ULTRASTRUCTURE

du stade conidien du XYLARIA POLYMORPHA (Pers.) Grev.

par J. P. SCHRANTZ *

RÉSUMÉ. — Les clavules corémiennes du *Xylaria polymorpha* obtenues en cultures *in vitro* ont été étudiées du point de vue morphogénétique et ultrastructural. Les primordiums qui apparaissent à la surface des cultures ont l'aspect de petits dômes formés par des hyphes dressées fortement méristématiques. En s'allongeant, le primordium devient une clavule dans laquelle on reconnait une zone apicale méristématique et une zone basale. Lorsque la température est suffisante, les hyphes les plus basses de la zone apicale deviennent des conidiophores qui produisent des conidies. En même temps les hyphes externes de la base de la clavule se soudent et forment une croûte stromatique qui s'étend progressivement vers le sommet. A son contact la conidiogénèse cesse.

Au niveau ultrastructural on retrouve dans les articles apicaux des hyphes une grande densité de ribosomes et près du sommet, de nombreuses vésicules cytoplasmiques. Ces vésicules dérivent du réticulum endoplasmique. L'appareil de Golgi typique est absent. Le vieillissement des hyphes est marqué par l'accroissement des vacuoles dans lesquelles sont lysés de nombreux plasmalemmasomes, par l'hydratation du cytoplasme et par la dilatation des saccules du réticulum. Le cytoplasme des conidiophores est riche en ribosomes et contient un ou deux noyaux. Un attractophore est fréquemment présent contre l'enveloppe des noyaux interphasiques. Les premières rosettes β de glycogène prennent naissance le long du plasmalemme et lui sont associées. Une conidie débute par une papille, émise par l'extrémité du conidiophore et ayant l'ultrastructure d'un apex d'hyphe en croissance. Durant sa croissance, la conidie reste en continuité cytoplasmique avec le conidiophore; un septum se forme peu avant la libération. Après celle-ci le noyau conidien prend la forme très particulière et aberrante d'un boyau ramifié. Néanmoins ces conidies sont capables de germer et de donner un mycélium à noyaux sphériques typiques. Les conidies naturelles de cette espèce et de l'espèce voisine *X. hypoxylon* ont des noyaux semblables.

* Université Paris VI - UER 59, Laboratoire de Biologie végétale, 77300 Fontainebleau.

Source : MNHN, Paris

I. INTRODUCTION

Nous avons publié plusieurs travaux cytologiques sur les clavules sexuées du *Xylaria polymorpha*, notamment sur l'ultrastructure du noyau et de la méiose (SCHRANTZ 1970 a), sur l'évolution des asques et la formation des ascospores (SCHRANTZ 1970 b) et sur la structure et la composition chimique des parois des asques et des hyphes stromatiques (SCHRANTZ & BOISSIERE 1974). Dans le présent travail nous envisageons son comportement en culture du point de vue morphogénétique et ultrastructural. Plus tard, nous donnerons les résultats concernant ses besoins nutritifs en culture pure *in vitro*.

Les ascospores du *Xylaria polymorpha* recueillies aseptiquement germent très facilement sur les milieux gélosés et produisent, si la température et le milieu nutritif sont convenables, un mycélium qui se développe à la fois en surface et dans le substrat. Peu après apparaissent à la surface de la culture des clavules cylindriques plus ou moins flexueuses qui peuvent atteindre jusqu'à 10 cm de hauteur et 3 mm d'épaisseur (Pl. I, fig. 1 et 2). Les clavules, qui sont des corémies, produisent des conidies dans leur partie moyenne qui se couvre alors d'une abondante poussière gris cendré. F. GUEGUEN (1907) a cultivé une espèce voisine, le *X. hypoxylon* et en a décrit avec beaucoup de détails la morphologie. Cet auteur (1909) a également cultivé le *X. polymorpha* mais n'en a pas étudié la morphologie car elle offrait, selon lui, de nombreux traits de ressemblance avec l'autre. VON BRONSART (1913) a aussi cultivé plusieurs espèces de *Xylaria* mais en s'intéressant uniquement à l'aspect physiologique.

De par leur organisation les corémies sont un matériel de choix pour l'étude des hyphes en croissance et pour la conidiogénèse dont elles sont le siège.

II. MATÉRIEL

Les ascospores produites pas les clavules à périthèces récoltées dans la nature sont recueillies sur des lames stériles, et mises à germer sur un milieu au maltea MOSER à 2%, solidifié par de l'agar-agar à 2%, dans une enceinte climatisée REALIS à la température de 25°. Un éclairement de 50 lux est fourni par un tube néon MAZDA blanc brillant de luxe pendant 12 heures. Les repiquages

Planche I

Fig. 1. — Jeunes clavules sur une culture de 10 jours; l'apex est clair, la base plus foncée. Les gouttes d'eau de transpiration sont abondantes, elles laissent une trace circulaire à la surface de la clavule, lorsqu'elles se détachent. × 3,5. Fig. 2. — La même culture une semaine plus tard : les clavules se sont beaucoup allongées, elles sont conidifères dans la moitié supérieure qui paraît pulvérulente tandis que l'apex reste clair. Leur forte courbure est due à un phototropisme positif important. × 3.

Source : MNHN, Paris

1

2

Source : MNHN, Paris

suivants sont effectués à partir d'un fragment de stroma d'une ancienne culture ou, dans certains cas, à partir des conidies produites par les cavités de culture.

III. TECHNIQUES

A. CYTOLOGIE ET CYTOCHIMIE EN MICROSCOPIE OPTIQUE

Le matériel est inclus dans la paraffine et débité en coupes suivant les méthodes classiques que nous ne décrirons pas. Nous donnerons seulement quelques précisions sur les méthodes de fixation et de coloration qui ont été choisies.

1. Mise en évidence de l'ARN.

Elle est généralement effectuée, en même temps que celle de l'ADN, après une fixation par le FAA (formol, éthanol, acide acétique) suivie d'une coloration par le vert de méthyle-pyronine contrôlée par la ribonucléase. Ce mélange fixateur conservant mal les structures nucléaires, nous lui préférons un mélange, légèrement différent, le fixateur de WESTBROOK (1935) qui contient : 100 ml d'éthanol à 50°, 6,5 ml de formol et 2,5 ml d'acide acétique. Cette technique de coloration ne nous a pas donné de bons résultats, car les parois, qui sont très importantes dans les hyphes, retiennent fortement la pyronine si bien que les préparations n'ont aucun contraste.

La méthode qui a fourni les meilleures préparations est celle au «nuclear fast red» et au bleu alcian de BENES et KAMINEK (1973). Selon les auteurs, le «fast red» colore en rouge les noyaux, et assez faiblement le cytoplasme, tandis que le bleu alcian colore en bleu les parois. A priori, elle ne peut être utilisée pour mettre en évidence l'ARN. Néanmoins nous avons constaté que les zones cytoplasmiques riches en ARN sont bien teintées en rouge; en outre, comme aux zones jeunes correspondent des parois minces, la coloration bleue n'est pas sensible à ce niveau; dans les parties âgées, par contre, les parois étant plus épaisses, la coloration bleue prédomine. On obtient ainsi des préparations très agréables à l'oeil, dans lesquelles les régions méristématiques sont rouges et les régions âgées bleues. Le passage des unes aux autres est graduel. Malheureusement elles ne permettent pas d'obtenir des clichés en noir et blanc suffisamment contrastés, quels que soient les filtres employés. Quoi qu'il en soit, les renseignements apportés par l'observation de telles préparations rendent cette méthode très utile. La procédure est la suivante : les lames sont colorées 1 heure dans une solution à 0,1% de bleu alcian dans l'eau acétique à 3%, la coloration est précédée et suivie d'un passage dans l'eau acétique à 3%. Les lames sont ensuite colorées pendant 10 minutes par une solution de «nuclear fast red» à 0,1% dans du sulfate d'aluminium à 5%.

Une méthode plus spécifique est celle de HATIEGANU et CONSTANTINESCU (1973 et 1974). Ces auteurs utilisent la propriété qu'ont les sels d'ura-

Source : MNHN, Paris

nyle des acides ribonucléiques. d'induire la métachromasie du bleu de toluidine. Le matériel est fixé 24 heures par la solution suivante : 3 ml de bichromate de potassium à 5% + 2 ml d'éther éthylique + 6 ml d'alcool à 96° + 1 ml d'acide acétique + 4 ml de formol à 40% + 0,15 g d'acétate d'uranyle. Les coupes collées à l'eau distillée, sont traitées, après déparaffinage, par une solution à 0,05% de pepsine dans du Cl H M/100 à 37° pendant 10 minutes. Après plusieurs rinçages à l'eau distillée, les préparations sont maintenues 1 heure à l'obscurité dans la solution suivante : acide acétique 0,2 M 18,5 ml, acétate de sodium 0,2 M 0,5 ml, acétone 30 ml, eau distillée 50 ml, acétate d'uranyle 0,15 g. Quatre rinçages sont effectués dans la même solution sans acétate d'uranyle. Les préparations sont finalement colorées 1 à 2 heures par le mélange suivant : arséniate de sodium 0,1 M 10 ml, acide acétique 0,2 M 60 ml, acétone 30 ml, bleu de toluidine 0,015 g. Après rinçage à l'eau distillée elles sont montées au baume du Canada. Selon HATIEGANU et CONSTANTINESCU ce procédé assure la localisation élective des ARN nucléolaires et chromosomiques en les colorant en rouge. Dans les hyphes du *Xylaria polymorpha* le cytoplasme est plus ou moins fortement teinté en violet pourpre, suivant sa richesse en ARN; les parois ne sont pas colorées. La zonation des corémies est ainsi bien mise en évidence et les photographies offrent un contraste satisfaisant.

Nous avons également utilisé le violet de crésyl comme l'a fait ALBERTINI (1970) en suivant les préceptes de RITTER et coll. (1961). Dans ces conditions, le violet de crésyl colore l'ARN en violet et l'ADN en bleu marine. Si on fait agir la ribonucléase la coloration violette est supprimée. Nous sommes d'accord avec ALBERTINI pour reconnaître que ce colorant est supérieur à la pyronine, car la coloration violette caractérise l'ARN alors que la pyronine se fixe sur d'autres structures et notamment sur les parois des champignons. Avec notre matériel la différenciation doit être très brève, sinon toute coloration est abolie.

2. Mise en évidence du glycogène.

La mise en évidence du glycogène est très délicate car les hyphes de cette espèce n'en contiennent que de faibles quantités. Les techniques au P.A.S. ou au Bauer recommandées par LISON (1960) ne donnent pas de bons résultats, car les parois réagissent positivement, même après emploi du dimédon. Le seul test dont la spécificité est indiscutable demeure la coloration par l'iode. Sur les hyphes des champignons elle peut être pratiquée sur du matériel vivant; on prévient ainsi toute dissolution qui pourrait survenir au cours des traitements nécessités par l'inclusion à la paraffine, le glycogène étant très labile.

3. Mise en évidence de la métachromatine.

La métachromatine vacuolaire est révélée grâce à ses propriétés métachromatiques avec le bleu de toluidine. Cependant lorsqu'elle est peu abondante nous préférons le rouge neutre, employé en observation vitale dans du liquide de Ringer; cette méthode est beaucoup plus sensible.

Source : MNHN, Paris

B. CYTOLOGIE ET CYTOCHIMIE EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

1. Techniques générales.

Les fragments de clavules sont fixés à la température ambiante, dans le mélange suivant : glutaraldéhyde à 25% neutralisé, 5 ml, formaldéhyde à 37% neutralisé, 2 ml, tampon aux phosphates M/5 de Sörensen à pH 7,2, 33 ml, pendant 5 heures, puis lavés durant 15 à 18 heures dans le tampon, en renouvelant fréquemment le liquide au début du rinçage. Une partie des échantillons, déshydratés par l'éthanol, est incluse directement; une autre subit une post-fixation d'une heure par le tétroxyde d'osmium à 1% dans le même tampon. Après quelques rinçages dans le tampon, les échantillons sont déshydratés par l'éthanol ou par l'acétone, puis ils subissent deux passages dans l'oxyde de propylène avant d'être progressivement imprégnés par l'araldite. Deux bains d'araldite pure, de 24 heures chacun précèdent l'inclusion. La polymérisation nécessite un séjour de 24 heures à 60°.

D'autres échantillons ont été fixés par le permanganate de potassium à 2% dans un tampon au véronal à pH 7,2 pendant 30 minutes. Dans ce cas les fragments inclus dans l'araldite ne permettent pas d'obtenir des coupes ultrafines de bonne qualité. Pour y remédier, nous avons choisi le milieu de SPURR (1969) qui, grâce à sa faible viscosité, pénètre mieux les échantillons. La déshydratation se fait par l'acétone. En faisant varier les quantités relatives des quatre constituants de ce milieu, on obtient des blocs de duretés différentes. Nous avons eu les meilleurs résultats avec la variante «soft».

Les coupes ultrafines ont été contrastées par l'acétate d'uranyle en solution aqueuse à 5% pendant 4 heures à 45°, puis par le citrate de plomb suivant VENABLE & COGGESHALL (1965) pendant 1 minute. Elles ont ensuite été observées dans un microscope électronique SIEMENS ELMISKOP I.

2. Mise en évidence des polysaccharides.

La technique de THIERY (1967) a été appliquée à des coupes recueillies sur grilles d'or avec une oxydation par l'acide périodique à 1% de 20 minutes, un séjour de 17 heures sur le TCH et un passage de 30 minutes dans le protéinate d'argent.

3. Mise en évidence des acides ribonucléiques.

Nous avons mis en oeuvre la technique de MENTRÉ (1972) comme nous l'avions déjà fait par ailleurs (SCHRANTZ & BOISSIERE 1974) en ne recouvrant pas les grilles de cuivre d'un film de formvar, qui ne résiste pas au chauffage à 200°, mais d'une coupe large faite dans un bloc d'araldite vide. Les coupes des échantillons fixés seulement par les aldéhydes, sont recueillies sur la grille au niveau où elle a été préalablement recouverte. ADN et ARN sont également contrastés par le thallium.

Source : MNHN, Paris

IV. RÉSULTATS

A. FORMATION ET ÉVOLUTION DES CLAVULES CORÉMIENNES EN MICROSCOPIE OPTIQUE

1. Structure des primordiums.

A partir du point d'inoculation le mycélium se développe sous la forme d'hyphes rayonnantes, essentiellement localisées à la surface du milieu, qu'il soit liquide ou solide, dans une couche épaisse de 0.2 mm, de couleur blanc de neige. Les hyphes profondes intramatricielles ainsi que les hyphes aériennes sont plus rares. Les hyphes de cette couche superficielle sont épaisses de 3 à 4 μm et formées d'articles de 20 à 30 μm de longueur. Progressivement leurs parois s'épaississent, se chargent de pigments bruns et se soudent entre elles. Il se forme ainsi à partir de l'inoculum, une croûte stromatique brune.

Les primordiums peuvent apparaître soit dans la zone frontale de la culture au niveau de la couche blanche, soit plus en arrière après l'apparition du stroma brun. Leur genèse n'est pas fondamentalement différente, mais la présence du stroma modifie les phénomènes. Nous examinerons successivement chacun des cas.

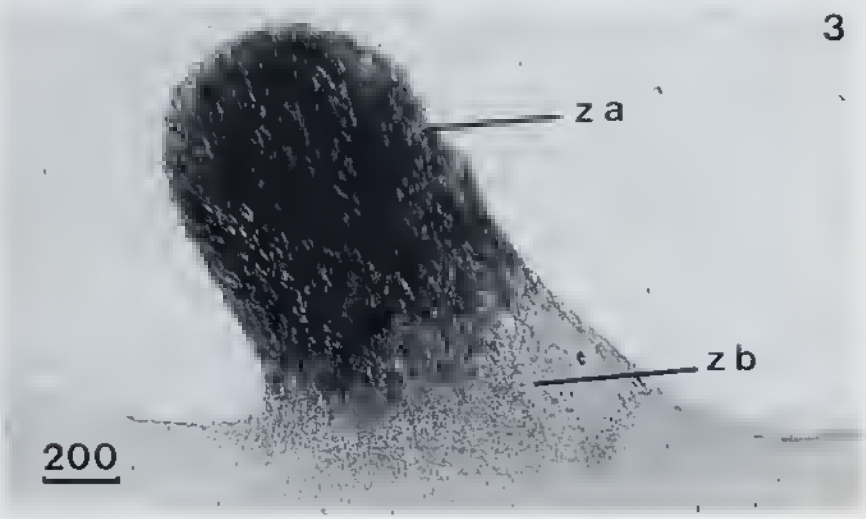
Dans le premier cas, le primordium se présente en section longitudinale axiale, comme un petit dôme formé par des hyphes dressées, rectilignes dans la partie supérieure, plus contournées vers la base, où elles s'insèrent sur les hyphes de la couche superficielle, plus denses à ce niveau (Pl. II, fig. 1).

Dans cet organe en croissance qu'est le primordium, la double coloration au bleu alcian («fast red»), la technique de HATIEGANU & CONSTANTINESCU et la coloration au violet de crésyl, mettent en évidence les caractères méristématiques des articles apicaux des hyphes : cytoplasme riche en ARN et réduction des parois, qui ne sont pas distinctes. Les articles de la base conservent un cytoplasme dense, mais leurs parois s'épaississent et deviennent colorables en bleu.

Au niveau du primordium les hyphes de la couche superficielle se distinguent par une légère, mais sensible, augmentation de la colorabilité du cytoplasme, et surtout par un accroissement du nombre des noyaux qui atteint 5 à 6 par article, alors qu'ailleurs il n'est pas supérieur à 2.

Dans le second cas, (Pl. II, fig. 2) le primordium se présente comme une cavité sous-stromatique, semi-circulaire en coupe, limitée par une ceinture d'hyphes méristématiques. A la surface du stroma les hyphes aériennes forment une touffe mais elles n'ont aucun caractère méristématique, et ultérieurement lorsque les hyphes génératrices ont traversé la lame stromatique cette touffe dégénère, le primordium a alors la même structure que dans le premier cas.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

2. Croissance des clavules.

Le jeune primordium s'accroit rapidement en hauteur et en épaisseur. Extérieurement il reste blanchâtre jusqu'à la taille de 3 à 4 mm puis la base brunit, la partie apicale restant seule claire (Pl. I, fig. 1). Cette zonation externe coincide avec une zonation interne, qui s'établit au cours de la croissance.

En coupe longitudinale, chaque clavule a la sttucture typique d'une coréinie, c'est-à-dire un bouquet d'hyphes dressées parallélement (Pl. II, fig. 3; pl. III, fig. 1 et 2). Du point de vue histologique on y distingue : 1. une zone apicale méristématique, formée par les articles terminaux des hyphes, á patois minces et á cytoplasme dense; 2. une zone basale formée pat les articles proximaux des hyphes. à parois épaisses et à cytoplasme vacuolisé.

Le long d'une hyphe, le passage de l'état méristématique á l'état sénescent s'effectue ptogressivement. Néanmoins, sur les coupes histologiques traitées par la double coloration au bleu alcian - «fast red», la zonation est bien tranchée : la zone apicale est rouge tandis que la zone basale retient le bleu. Malheureusement les photographies en noir et blanc ne rendent pas compte de ces différences. Par contre, les préparations traitées par la méthode de HATIEGANU et coll. ou par le violet de crésyl, qui colorent intensément la zone apicale et laissent la zone basale presque incolore, permettent d'obtenir des photographies suffisamment conttastées (Pl. II, fig. 3 et pl. III, fig. 1).

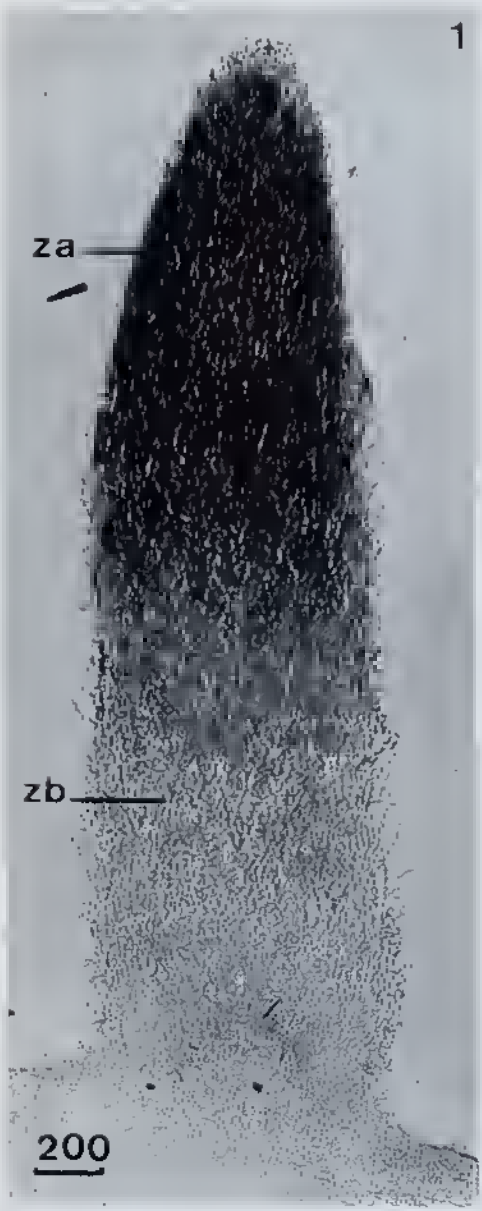
Le brunissement externe de la base des clavules est dû d'abord á la formation de poils bruns par les hyphes les plus externes, mais ensuite et surtout parce que les parois de ces hyphes s'épaississent, se mélanisent et se soudent, pout former une croûte stromatique plectenchymateuse entièrement externe. Cette transformation fait suite á celle qui intéresse la couche supetficielle de la culture, et progresse donc depuis la base. Elle n'est bien apparente que sur les clavules d'au moins 10 mm (Pl. III, fig. 2).

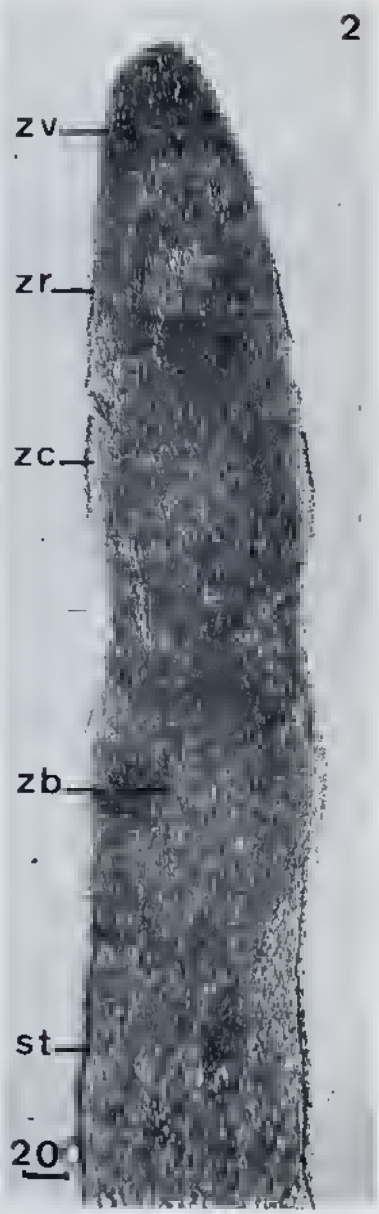
En dedans de cette croûte extetne, les hyphes de la clavule gardent leur individualité sur la plus grande partie de leur parcours; elles ne sont soudées qu'en des points très limités, au niveau des entrecroisements. En outre les hyphes voisines forment parfois des anastomoses. Leur genése est intéressante á suivre en microscopie électronique : on peut voir (Pl. VII, fig. 3) que l'une des hyphes

Planche II

Fig. 1. — Coupe longitudinale axiale dans un primordium. Il est formé par des hyphes rectilignes dans la partie supérieure, plus contournées vers la base. Le «fast red» les colore autant que les hyphes du substrat. X 80. Fig. 2. — Naissance de primordium dans une culture où le stroma est déjà en place : ce sont des cavités sous-stromatiques semi-circulaires limitées par une ceinture d'hyphes méristématiques. La touffe superficielle d'hyphes aériennes dégénère par la suite. X 80. Fig. 3. — Coupe longitudinale axiale dans une clavule d'environ 1 mm, colorée au violet de crésyl qui ne se fixe que sur l'ARN. A ce stade la zone apicale méristématique (za) commence à être distincte de la zone basale (zb) non méristématique. X 55.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

émet une papille qui pénétre dnas l'hyphe voisine. La premiére possède un cytoplasme dense, riche en mitochondries, et sa papille a la même structure que l'extrémité des articles apicaux, tandis que l'autre hyphe est nettement vacuolisée et qu'au contact de la papille, son plasmalemme forme une invagination á lomasomes. Une fois la communication téalisée, il s'établit un pont au centre duquel se forme un septum typique, perforé et garni de corps de Woronin. Ce phénoméne peut être interprété comme une régénération d'une hyphe sénescente.

3. Conidiogénèse.

Lorsque les conditions de culture, notamment la température, sont favorables, les clavules produisent des conidies plus ou moins tôt, mais jamais avant d'avoir atteint une taille d'au moins 15 mm; parfois la croissance est plus importante et la conidiogénése débute alors que les clavules ont atteint 40 mm. Elle commence á quelques millimétres au-dessous de l'apex, qui reste blanchâtre, et s'étend vers la base; elle est parfois irrégulière et prend naissance par places isolées. La surface de la clavule devient pulvérulente, et grisâtre du fait de la couleur des conidies (Pl. I, fig. 2).

Sur les coupes histologiques on voit que ce sont les articles terminaux des hyphes les plus basses de la zone apicale qui deviennent des conidiophores (Pl. III, fig. 2). Ces hyphes s'épaississent, se cloisonnent et s'orientent perpendiculairement á l'axe de la clavule (Pl. IV, fig. 1), en même temps elles se ramifient plusieurs fois, et chaque nouvelle extrémité devient un conidiophore. Ils sont rapidement nombreux et se tassent les uns contre les autres, en formant une sorte d'hyménium bien distinct de la zone sous-jacente, oú les hyphes restent lâches.

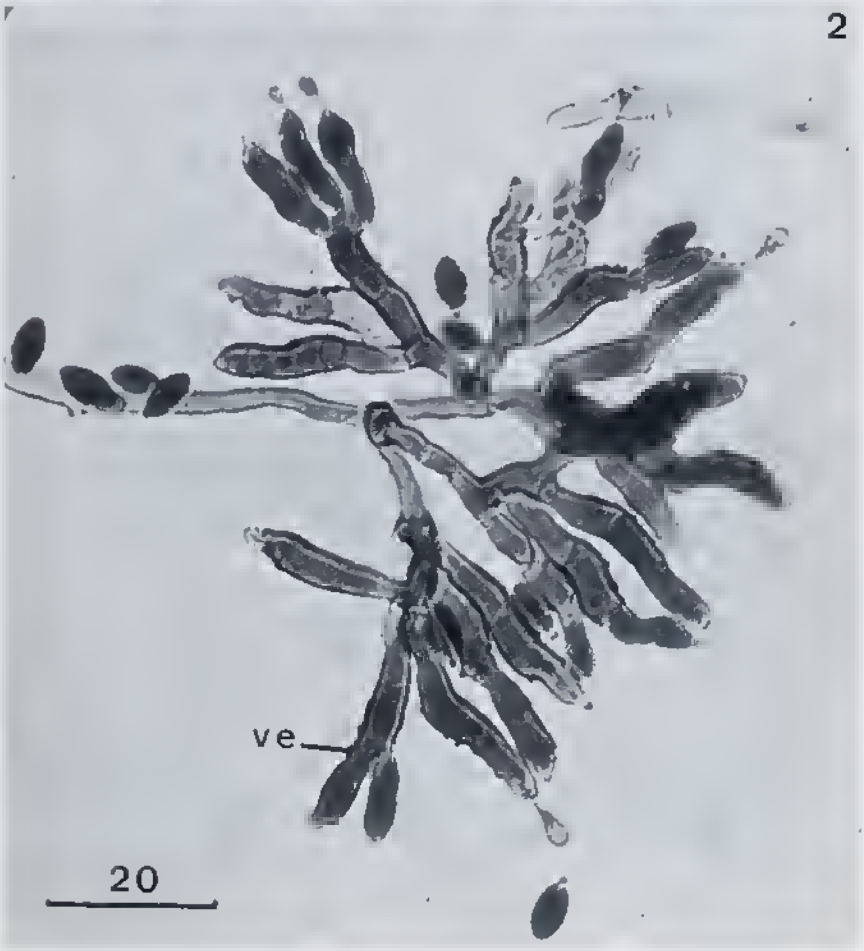
Tant que la clavule s'accroît en hauteur par le fonctionnement des articles apicaux, la zone conidiogéne s'accroît également, grâce á la formation de nouveaux conidiophores sur la partie basale de la zone apicale. Dans sa partie inférieure par contre, la zone conidiogéne est progressivement stoppée par le développement de la croûte stromatique qui débute á la base et intéresse les hyphes externes de la clavule.

Chaque conidiophore produit plusieurs conidies au voisinage de son extrémité. A l'emplacement de l'émission d'une conidie, la paroi du conidiophore

Planche III

Fig. 1. — Coupe longitudinale axiale dans une clavule de 3 mm montrant la zone apicale méristématique (za) et la zone basale (zb). Coloration par la méthode de HATIEGANU et coll. X 50. Fig. 2. — Coupe longitudinale axiale dans une clavule de 20 mm conidifère. La zone apicale méristématique (zv) produit à sa base la zone reproductrice (zr) qui devient la zone conidiogéne (zc). Dans sa partie inférieure la zone basale (zb) est progressivement recouverte par le stroma (st). Coloration par le «fast red»/bleu alcian qui ne permet pas de distinguer sur les photographies en noir et blanc les territoires méristématiques des autres. X 32.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

conserve une cicatrice qui est un épaississement en forme de bourrelet. A chaque nouvelle émission la cicatrice précédente est rejetée vers la base. il s'ensuit que les vieux conidiophores sont verruqueux. En outre leur paroi devient brune (Pl. IV. fig. 2).

B. ÉTUDE CYTOLOGIQUE ET ULTRASTRUCTURALE

L'étude histologique en microscopie optique a montré que les hyphes des corémies prennent trois aspects différents. dont nous avons recherché les caractères ultrastructuraux. Ce sont les hyphes méristématiques de la zone apicale qui deviennent les unes les hyphes végétatives de la zone basale. les autres les hyphes reproductrices latérales que sont les conidiophores et leur conidies.

1. Les hyphes méristématiques de la zone apicale.

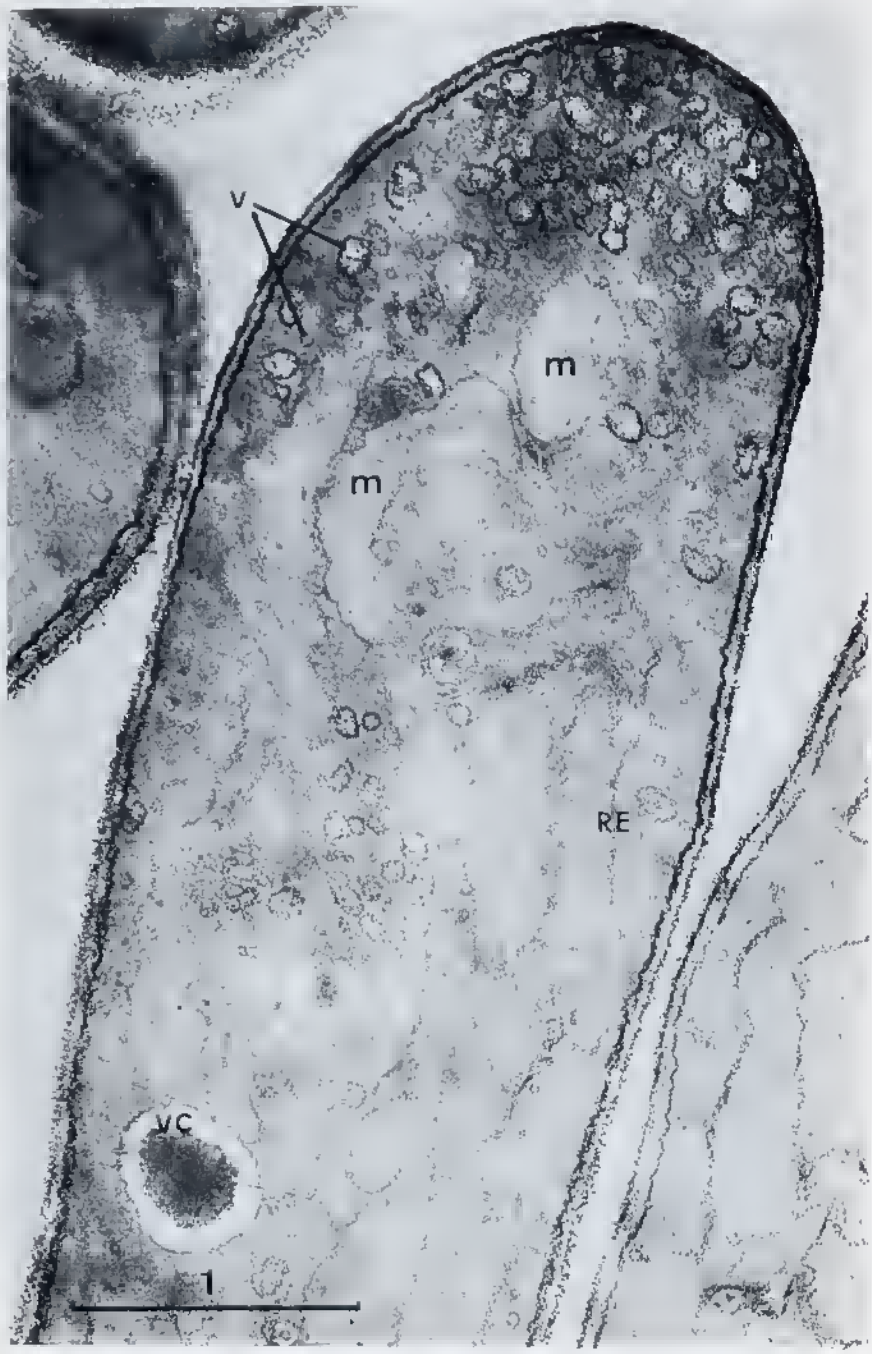
L'article terminal des hyphes est toujours très long : 30μm dans les primordiums; jusqu'à 75μm dans les clavules en croissance. Son épaisseur ne dépasse pas 2μm. Il est limité par une paroi fine que l'on distingue mal en microscopie optique, car elle ne se colore ni avec les bleus acides. ni avec le bleu alcian; seul le test de van WISSELINGH qui révèle la chitine, la met bien en évidence. En microscopie électronique, elle n'est opaque aux électrons qu'après le test de THIERY ou après fixation par le permanganate de potassium. On y reconnaît les deux couches fondamentales des parois fongiques (Pl. V et VI, fig. 3) : une couche externe, qui retient fortement le protéinate d'argent, peu épaisse, granulo-fibrillaire. c'est la vagina; une couche interne plus épaisse mais moins dense, granulaire, la locula. Dans la partie proche de l'apex, où la paroi vient de se former, la vagina est mal délimitée. elle devient plus nette en s'épaississant dans les régions âgées des hyphes; néanmoins le rapport entre les deux couches reste le même.

Cette structure de la paroi des articles apicaux est comparable à celle qu'a reconnue HUNSLEY (1973) chez le *Phytophtora parasitica*. Cependant, en s'épaississant elle ne se comporte pas de même, car l'importance relative de ses deux strates reste la même, alors que chez le *P. parasitica* elles deviennent équivalentes dans les hyphes âgées. La comparaison est intéressante, puisqu'il s'agit d'espèces appartenant à des groupes très différents. aussi bien quant à la structure qu'en ce qui concerne la composition chimique. On sait que la cellulose est le composant principal des microfibrilles des Siphomycètes alors

Planche IV

Fig. 1. — Détail de la coupe précédente au niveau du passage de la zone reproductrice (zr) à la zone conidiogène (zc). × 500. Fig. 2. — Montage par écrasement d'un bouquet de conidiophores montrant les ramifications des conidiophores. Leur paroi est garnie de verrues (ve) qui sont les cicatrices laissées par les conidies. × 1250.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

qu'elle est généralement absente chez les Ascomycètes, chez lesquels la chitine prédomine.

Le contenu de l'article terminal présente une nette polarité, désormais classique (DARGENT et al. 1973, GIRBART 1969, GROVE & BRACKER 1970, HUNSLEY 1973, SYROP 1973), caractérisée essentiellement par la présence au sommet de nombreuses vésicules, tandis que les noyaux et les mitochondries n'apparaissent qu'à une certaine distance du sommet, dans la zone subapicale. Chez le *Xylaria polymorpha*, les vésicules sont particulièrement denses sur une longueur de 1 μm; plus bas, elles sont beaucoup plus dispersées (Pl. V). Les unes, plus grandes, ont un diamètre de 500 à 1000 Å; les autres mesurent 150 à 250 Å. Après le tesr de THIERY, leur contenu apparaît granuleux il est donc très vraisemblablement de narure polysaccharidique. Ces vésicules fusionnent avec le plasmalemme et déversent leur contenu dans la paroi.

Sans doute à cause de la très grande densité des ribosomes dans l'article terminal, les membranes du réticulum endoplasmique (sauf lorsqu'elles sont liées à des ribosomes), le tonoplaste des vacuoles et les membranes des mitochondries ne se distinguent pas du hyaloplasme environnant après les fixations aldéhydiques et osmiées, même si les coupes sont doublement contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb (Pl. VII, fig. 1 et 2). Elles ne sont apparentes que si les coupes sont traitées par la méthode de THIERY, qui ne contraste pas le hyaloplasme, ou bien après les fixations par le permanganate, qui ne conserve pas les ribosomes.

Immédiatement sous l'apex, les éléments du réticulum endoplasmique sont très abondants (Pl. V et pl. VI, fig. 1). Ce sont des profils particulièrement longs qui mesurent jusqu'à 4 μm. Les plus proches du sommet ont toujours des membranes lisses et ne sont pas repérables avec les contrastants habituels; ceux de la zone subapicale par contre sont fréquemment liés à des ribosomes (Pl. VII, fig. 2).

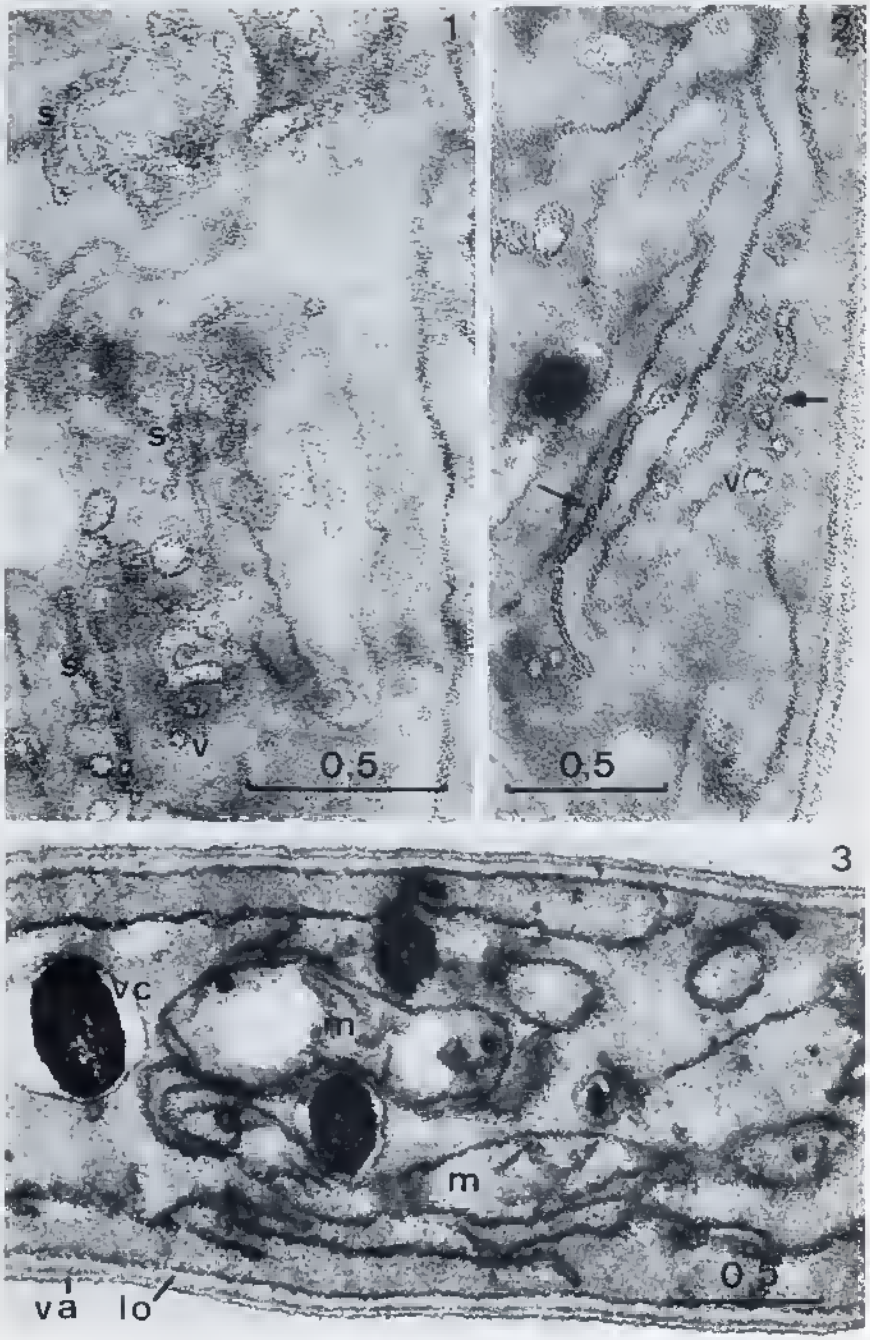
Il apparaît clairement sur les photographies (Pl. VI, fig. 1 et 2) que les éléments du réticulum endoplasmique sont en relation, à leurs extrémités, avec de petites vésicules cytoplasmiques souvent même ces éléments se fragmentent sur toute leur longueur en vésicules (Pl. VI, fig. 2).

Tous les auteurs sont d'accord pour admettre que les vésicules de la zone apicale fusionnent avec le plasmalemme et que leur contenu, qui est de nature polysaccharidique contribue à l'extension de la paroi. L'origine de ces vésicules n'a pas posé de problèmes chez les Phycomycètes, où elles ont été rencontrées

Planche V

Coupe longitudinale dans l'extrémité d'un article apical. Près du sommet sont groupées des vésicules (v) de 500 à 1000 Å et des vésicules plus petites. On trouve aussi des mitochondries (m), des vacuoles à métachromatine (vc) et de nombreux profils du réticulum endoplasmique (re). Aldéhydes + Os O_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. × 43000.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

pour la première fois : on a facilement reconnu qu'elles étaient émises par les saccules golgiens. Par contre, chez les Champignons «supérieurs» qui ne possèdent pas d'appareil de Golgi typique, une telle origine est exclue et il faut envisager que c'est le réticulum endoplasmique qui produit ces vésicules. A cette occasion, divers auteurs ont reconsidéré le problème de l'existence du Golgi chez les champignons «supérieurs». Mc LAUGHLIN (1972) notamment, pense que la plupart d'entre eux sont pourvus d'un appareil de Golgi primitif, réduit à une citerne unique que l'on peut identifier grâce à la formation de vésicules sécrétrices et à la présence d'une zone d'exclusion autour de l'organite. En outre, selon CLEMENÇON (1969), les membranes des citernes golgiennes sont plus épaisses et plus denses que celles du réticulum.

Dans les articles apicaux des hyphes du *Xylaria polymorpha*, les profils endoplasmiques qui engendrent les vésicules apicales sont beaucoup plus marqués par le protéinate d'argent que les autres. De ce point de vue on peut appeler appareil de Golgi les saccules en phase sécrétoire. Mais pour cette raison on ne peut nier qu'ils dérivent du réticulum endoplasmique, et que cette espèce, comme tous les autres Ascomycètes que nous avons examinés, ne possèdent pas de dictyosomes typiques analogues à ceux des plantes supérieures ou des animaux.

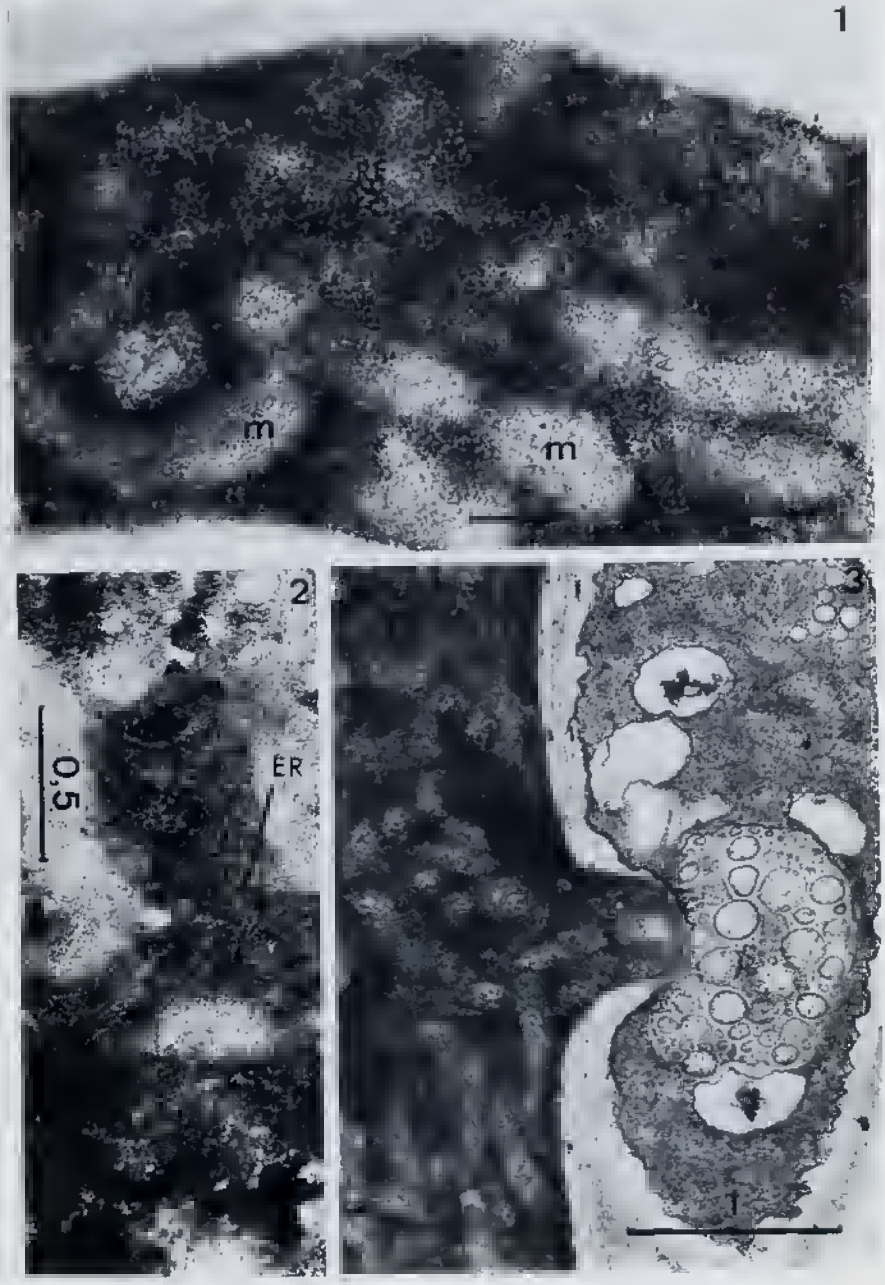
Les vacuoles apparaissent dans la zone subapicale, où elles mesurent de 0,2 à 1 μm; elles sont plus abondantes et plus grandes vers la base de l'article. Dès le début de leur existence, elles sont presque complètement remplies par un corps dense aux électrons, qui est de la métachromatine, constituée essentiellement de polyphosphates, donnant en microscopie optique des colorations métachromatiques avec le bleu de toluidine.

Les mitochondries, qui n'apparaissent que dans la zone subapicale, sont le plus souvent filamenteuses, avec un contour sinueux; quelques formes courtes existent cependant (Pl. VI, fig. 2). Leur diamètre varie de 0,25 à 0,5 μm et leur longueur peut dépasser 2 μm. Les crêtes internes y sont peu nombreuses, mais longues. Après fixation par le permanganate, on y trouve une ou deux plages claires, qui sont vraisemblablement des plages à ADN, mais celui-ci non conservé par ce fixateur. Sur les mêmes clichés on observe également deux granules denses plus petits (500 à 600 Å) dont nous ignorons la nature (Pl. VI, fig. 3).

Planche VI

Fig. 1 et 2. — Détails de territoires cytoplasmiques sous le sommet d'un article apical, montrant la formation de vésicules (v) à partir de saccules (s) du réticulum endoplasmique (RE). Sur la fig. 2, la fragmentation de ce dernier en vésicules est évidente (flèches). Aldéhydes + OsO_4. Technique de THIERY. Fig. 1 × 60000, fig. 2 × 48000. Fig. 3. — Fixation par le permanganate qui permet de reconnaître dans la paroi, la vagina externe (va) mince couche dense, et la locula interne claire (lo) plus épaisse. Les mitochondries (m) allongées contiennent une ou deux plages claires (ADN) et des petits granules sombres. Les vacuoles (ve) sont presque complètement remplies par un grain de métachromatine. × 45000.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Le plasmalemme est fortement marqué par le protéinate d'argent; c'est la membrane la plus marquée. Il présente toujours des sinuosités, dont l'amplitude est en rapport avec la taille des vésicules qui le franchissent. Des formations multivésiculeuses, de type lomasomique, se rencontrent aussi bien dans la zone subapicale que prés de l'apex. Selon MARCHANT et coll. (1967, 1968) les vésicules apicales sont responsables de la formation de la paroi primaire, tandis que les lomasomes édifient la paroi secondaire et la chitine. Ici, comme la paroi des articles apicaux renferme surtout de la chitine, on peut supposer que les vésicules apicales sont également impliquées dans le dépôt de ce corps.

Le glycogéne et les lipides de réserve sont totalement absents de l'article apical.

Les noyaux sont peu nombreux; on en trouve un ou deux, rarement plus, dans la partie distale.

2. Les hyphes de la zone basale.

Dans cette zone, les hyphes atteignent jusqu'á 4 µm d'épaisseur. Leur paroi s'épaissit également de façon importante, elle devient sept fois plus épaisse que dans l'apex. En même temps, sa composition chimique se modifie; elle devient fortement colorable par le bleu alcian alors qu'elle ne l'était pas dans l'article terminal. Ce sont essentiellement des polysaccharides acides qui forment la couche interne.

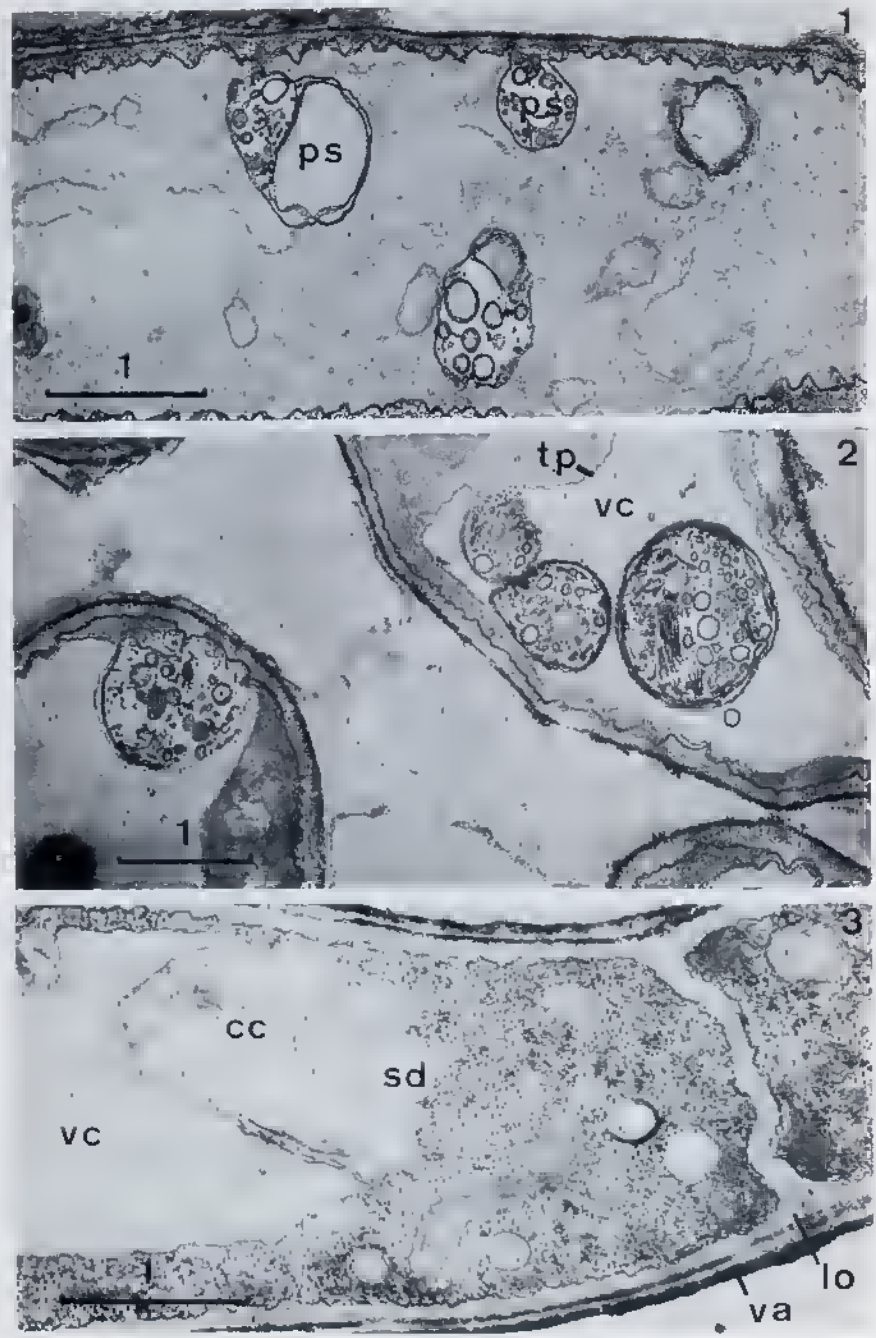
En microscopie électronique, on retrouve la même structure que dans la paroi jeune : une couche externe fine fortement opaque aux électrons, la vagina, parfois fortement décollée de la couche interne épaisse, la locula, dont l'opacité va en diminuant vers le plasmalemme (Pl. VIII, fig. 3).

Les réactions de mise en évidence des polysaccharides ne nous renseignent pas de façon précise sur leur nature chimique; elles indiquent seulement la présence ou l'absence d'une fonction chimique (ROLAND 1974). Les polysaccharides qui réagissent positivement au test de THIERY sont ceux dont les groupements vic-glycols sont les plus accessibles. Pour cette raison on peut penser que plus un polysaccharide est polymérisé moins il réagit. Il est vraisemblable

Planche VII

Fig. 1. — Le cytoplasme de l'article terminal est riche en ribosomes. Le RE et les mitochondries (m) apparaissent comme des zones claires, leurs membranes n'étant pas contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb. Aldéhydes + OsO_4. × 54000. Fig. 2. — Plus bas, le réticulum est apparent car il est lié á des ribosomes (ER). Aldéhydes + OsO_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. × 45000. Fig. 3. — Anastomose entre deux hyphes. L'hyphe pénétrante posséde un cytoplasme dense et de nombreuses mitochondries, tandis que le cytoplasme de la seconde est plus clair et vacuolisé. Au niveau de la papille le plasmalemme de celle-ci forme une invagination à lomasomes. Aldéhydes + OsO_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. × 32000.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

que callose et chitine réagissent peu. Par contre les composés facilement extractibles par l'eau bouillante (SCHRANTZ & BOISSIERE 1974), que l'on appelle habituellement des mucilages, sont fortement positifs. La couche interne de la paroi des hyphes du *X. polymorpha* serait donc plus riche en chitine et en callose que la couche externe.

Le cytoplasme se transforme progressivement comme il le fait dans les cellules en élongation. La densité des ribosomes diminue et les vacuoles augmentent de taille. Celles-ci dérivent probablement des vésicules émises par les saccules du réticulum endoplasmique. Elles contiennent fréquemment un globule de métachromatine, parfois très volumineux, et des plasmalemmasomes à différents stades.

Ces plasmalemmasomes sont produits par le plasmalemme suivant un processus comparable à celui observé chez l'*Agaricus bisporus* par EYME & ANGELI-COUVY (1975); toutefois le premier stade de leur formation n'est pas repérable chez le *Xylaria*. Ces organites se présentent au début comme une invagination du plasmalemme, contenant de nombreuses vésicules et une enclave cytoplasmique (Pl. VIII, fig. 1); ils se détachent du plasmalemme, évoluent librement dans le cytoplasme, puis franchissent le tonoplaste des vacuoles (Pl. VIII, fig. 2). Là au sein du suc vacuolaire, le contenu des plasmalemmasomes est lysé. Ils se comportent donc probablement comme des lysosomes et ne contribuent pas à former des membranes comme ils le font chez l'Agaric. Par ailleurs de nombreuses figures montrent que l'hydratation du cytoplasme est importante au cours du vieillissement des hyphes (Pl. VIII, fig. 3). Comme chez l'Agaric, le cytoplasme clarifié par hydratation et les citernes dilatées du réticulum endoplasmique repoussent les vacuoles primitives.

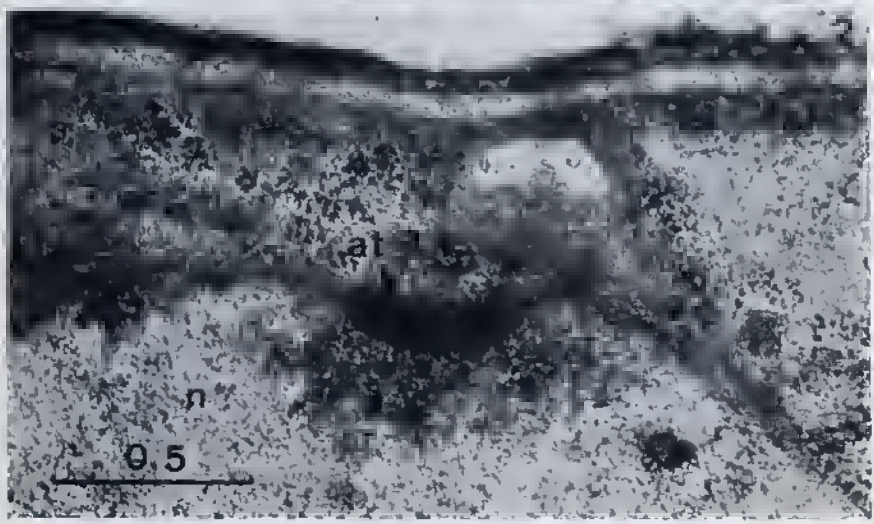
Les réserves sont réduites à quelques rosettes β de glycogène, très localisées. Dans cette espèce, le glycogène est bien conservé même après les fixations par les aldéhydes et le tétroxyde d'osmium, alors que dans d'autres espèces, notamment le *Galactinia plebeia* (1968), les rosettes se disolvent dans l'eau et laissent à leur place un trou dans la coupe. Elles sont bien mises en évidence par le réactif de THIERY, ou simplement sans contrastant après les fixations par le permanganate.

Les globules lipidiques sont totalement absents, quels que soient la zone et l'âge des clavules.

Planche VIII

Fig. 1. — Hyphe de la zone basale montrant la formation de plasmalemmasomes (ps) et leur migration dans le cytoplasme. Aldéhydes + Os O_4. Technique de THIERY. X 24000. Fig. 2. — Dans ces mêmes hyphes, de nombreux plasmalemmasomes franchissent le tonoplaste (tp) des vacuoles et pénètrent dans le suc vacuolaire (vc) où ils sont lysés. Aldéhydes + Os O_4. Technique de THIERY. X 20000. Fig. 3. — On voit aussi fréquemment que le cytoplasme clarifié (cc) et les saccules de réticulum dilaté (sd) repoussent les vacuoles primitives (vc). Sur ce cliché les deux strates constitutives de la paroi sont bien apparentes : vagina (va) externe, plus ou moins décollée, sombre; locula (lo) interne, plus épaisse et plus claire. Aldéhydes + Os O_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. X 28000.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

3. Les conidiophores et les conidies.

Nous avons vu précédemment que les conidiophores sont formés par les extrémités des hyphes les plus basses de la zone apicale. Ils s'en distinguent progressivement en s'épaississant et en se cloisonnant. Le conidiophore est un article de 15 á 20 μm de longueur sur 3 á 4 μm de largeur. Il conserve les caractéres méristématiques de l'hyphe dont il dérive : son cytoplasme est bien teinté par le «fast red» ou le bleu de toluidine et, sur les micrographies électroniques (Pl. IX, fig. 1), le hyaloplasme apparaît riche en ribosomes, mais cependant moins riche que celui des hyphes végétatives de la zone apicale (800 ribosomes au μm^2 contre 1100). Le plasmalemme, trés sinueux, n'est que rarement en rapport avec des lomasomes. Le réticulum endoplasmique est formé de petites vésicules et de profils rectilignes fréquemment liés á des ribosomes. Les vacuoles sont petites et presque toujours remplies par un granule de métachromatine (Pl. X, fig. 1).

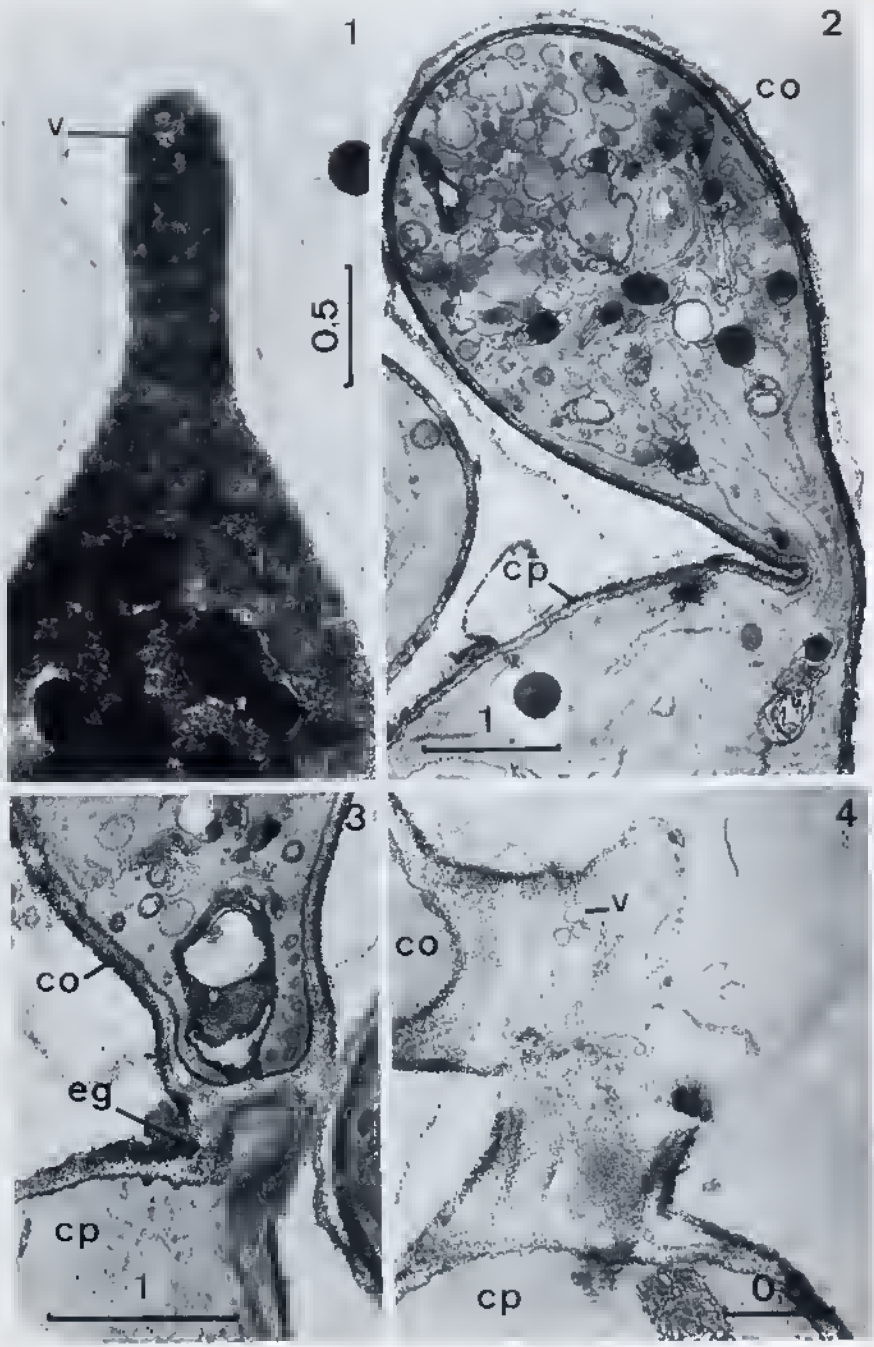
De façon constante on trouve du glycogène sous la forme de rosettes β le long de la paroi du conidiophore. Les premiers dépôts apparaissent toujours contre le plasmalemme, et il est fréquent d'observer des rosettes liées à de petites invaginations de la membrane plasmique (Pl. XIII, fig. 2, 3, 4). Les premiéres formées sont repoussées vers l'intérieur de la cellule. Ces figures rendent vraisemblable l'intervention du plasmalemme dans l'élaboration de ce glucide. Chez le *Galactinia plebeia*, nous avions pu observer (1968) que le glycogéne était élaboré au niveau des membranes du réticulum endoplasmique. Dans le cas du *Xylaria polymorpha* aucun autre système membranaire n'est lié au glycogéne et l'idée que ce dernier est synthétisé par le plasmalemme peut être soutenue.

Les noyaux du conidiophore sont relativement volumineux (2μm). Au début, il n'y en a probablement qu'un seul; ensuite il se divise par une mitose en deux noyaux-fils, qui demeurent un certain temps accolés, puis dont l'un migre dans la première conidie. Aprés quoi le noyau restant se divise á son tour en deux noyaux-fils, d'abord pareillement accolés et dont semblablement l'un migre dans la seconde conidie. Ce processus se répétant pendant toute la durée de la conidiogénèse, le conidiophore est alternativement uninucléé ou pourvu de deux noyaux-fréres accolés. La production de conidies étant importante et rapide, les divisions nucléaires dans le conidiophore se répétent de nombreuses fois. Nous n'avons pu observer de figures de ces divisions, mais néanmoins

Planche IX

Fig. 1. — Conidiophores à deux noyaux (n) peu après la division. Dans le cytoplasme les ribosomes sont nombreux, les vacuoles petites (vc). Aldéhydes + Os O_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. X 28000. Fig. 2. — Noyau d'un conidiophore, en interphase, possédant dans une légére dépression de son enveloppe et face à une zone hétérochromatique, un attachophore (at) typique. La couche externe mélanisée de la paroi apparait dense et compacte. Aldéhydes + Os O_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. X 60000.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

certaines images apportent quelques renseignements sur la nature de ces mitoses. En effet les noyaux possèdent fréquemment (Pl. IX, fig. 2) dans une légère dépression de l'enveloppe nucléaire et collé contre elle, un atractophore qui a la même structure que ceux que nous avions observés et décrits chez le *Pustularia cupularis* et le *Galactinia plebeia* (1970 a), mais dans des noyaux en méiose. Il est intéressant de retrouver cet organite dans un organe de reproduction asexuée, où les modalités de la division nucléaire sont mal connues. Depuis sa mise en évidence par HARPER (1897), il a reçu des noms variés et aucun n'a prévalu (KUNKEL 1974), puisqu'on trouve encore ceux de «centrosome» (WESTERGAARD & von WETTSTEIN 1970), «centriolar plaque» (ROBINOW & MARAK 1966), «centrosomal plaque» (ZICKLER 1970), «kinetochorenäquivalent», «kern-assoziiertes plaque» (GIRBARDT 1968 et 1971), «spindle plaque» (MOENS & RAPPORT 1971). Sa structure est assez uniforme chez les Ascomycètes; chez les Basidiomycètes, par contre, il peut être simple ou double. Après avoir étudié sa structure et montré l'absence de centriole typique (1967), nous avons préféré ne pas conserver le terme de centrosome et lui avons substitué celui de «disque astérien». Par la suite (1969), reconnaissant des analogies entre cet organite et l'atractophore de certains radiolaires étudiés par HOLLANDE & CACHON (1969), nous avons préféré le terme employé par ces auteurs qui étymologiquement signifie porte-fuseau et rend compte du rôle joué. HOLLANDE & CARRUETTE-VALENTIN (1971) ont admis cette homologie. Quoi qu'il en soit il semble que chaque auteur tienne à conserver le terme qu'il a introduit ou réutilisé, si bien que, pour désigner cet organite le vocabulaire est encore exagérément riche.

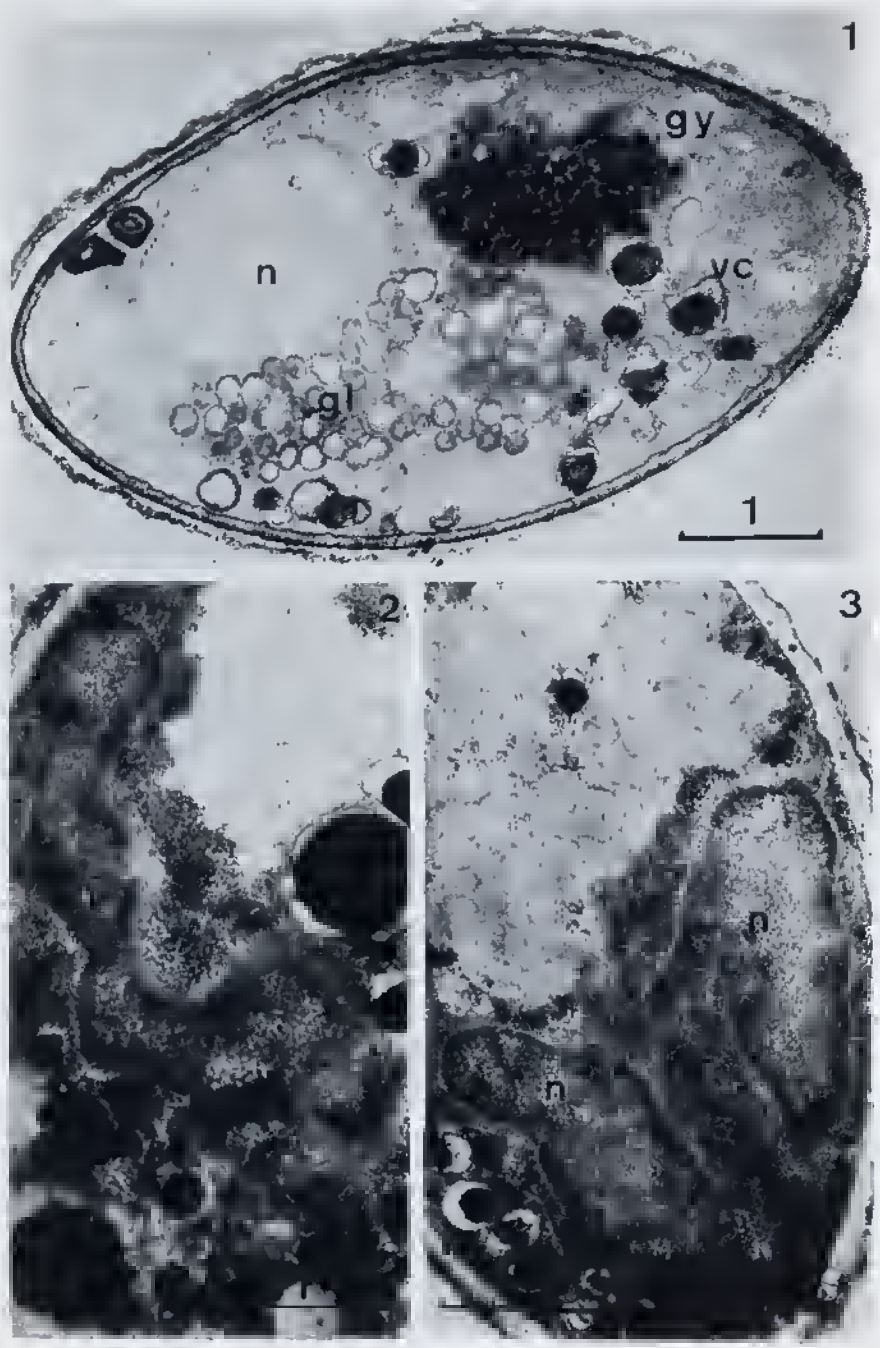
La présence d'un atractophore dans les conidiophores du *Xylaria polymorpha* autorise à penser que les divisions successives qui donnent naissance aux noyaux des conidies sont des mitoses typiques faisant intervenir un fuseau.

La paroi du conidiophore est mélanisée alors que les hyphes internes restent claires. Sur les micrographies électroniques (Pl. IX, fig. 1 et 2) on voit que la paroi des conidiophores diffère de celle des hyphes par la présence d'une couche externe de 500 à 700 Å opaque aux électrons. Cette couche est plus ou moins discontinue, et moins épaisse dans les parties jeunes. Du point de vue chimique la paroi des conidiophores se distingue également de celle des hyphes, car

Planche X

Fig. 1. — Bourgeonnement d'une conidie par le conidiophore (cp) : l'initium contient au sommet des vésicules (v) comme les hyphes en croissance. Aldéhydes + Os O_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. × 36000. Fig. 2. — Conidie submûre (co), encore en continuité cytoplasmique avec le conidiophore (cp). Aldéhydes + Os O_4. Technique de THIERY × 20000. Fig. 3. — Conidie mûre (co), photographiée au niveau du septum l'isolant du conidiophore (cp). Sous le septum un étranglement (eg) de la paroi isole une portion du cytoplasme. Dans cette région les vésicules cytoplasmiques sont abondantes. Aldéhydes + Os O_4. Technique de THIERY, × 28000. Fig. 4. — Libération d'une conidie (co) : au niveau de la rupture on retrouve les vésicules (v) isolées au cours du stade précédent. Aldéhydes + Os O_4. Technique de THIERY. × 32000.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

elle n'est pas colorable par le bleu alcian, qui caractérise les polysaccharides acides. La différenciation en hyphes reproductrices s'accompagne donc de modifications chimiques de la paroi : tandis que les hyphes végétatives épaississent considérablement leur paroi par adjonction de polysaccharides acides, les conidiophores conservent une paroi relativement mince, dépourvue de tels glucides, mais recouverte d'une mince couche mélanisée. La paroi des conidies qui dérive directement de celle des conidiophores a exactement la même structure. La couche mélanisée externe, de texture dense, joue probablement un rôle dans la conservation des conidies.

La naissance d'une conidie débute par l'émission d'une papille dans la région apicale du conidiophore. Dans cette papille qui devient rapidement un tube (Pl. X, fig. 1) le cytoplasme contient, près du sommet, de nombreuses petites vésicules, comme il en existe dans les extrémités apicales des hyphes en croissance. Une structure semblable a été signalée par Mc LAUGHLIN (1973) dans les initiums des stérigmates d'un Coprin. Une telle similitude n'a rien de surprenant puisque ces vésicules contribuent à l'extension de la paroi. Ici aussi l'initium conidien est comparable à un apex mycélien.

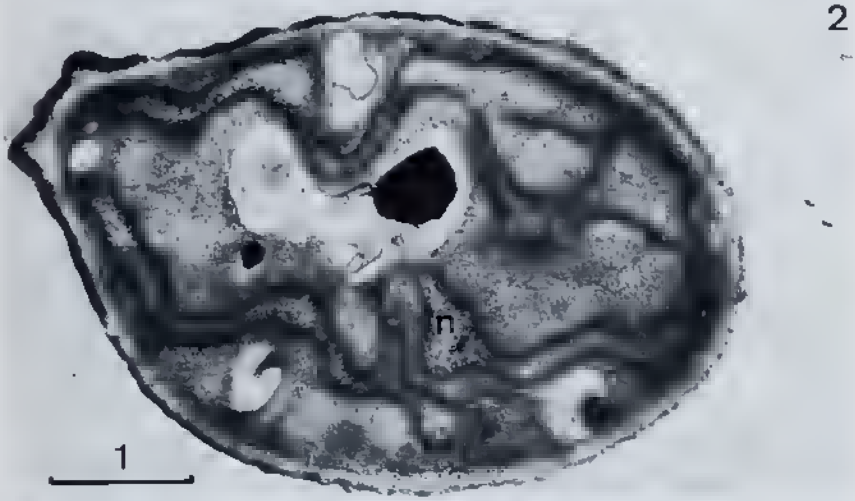
La croissance de la conidie est très rapide de sorte que nous n'avons pu en observer les stades intermédiaires. Nous avons noté que la conidie reste reliée au conidiophore par un isthme jusqu'à la fin de sa maturation (Pl. X, fig. 2). La continuité cytoplasmique est donc totale; elle assure le passage des organites cytoplasmiques du conidiophore et notamment celui du premier de ses noyaux. Dans une conidie mûre, on trouve (Pl. XI, fig. 1) de petites vacuoles presque complètement remplies par de la métachromatine, une plage importante de glycogène constitué par des rosettes β confluentes, et en quantité équivalente des globules lipidiques qui apparaissent à ce moment pour la première fois, alors qu'ils sont totalement absents dans les hyphes corémiennes.

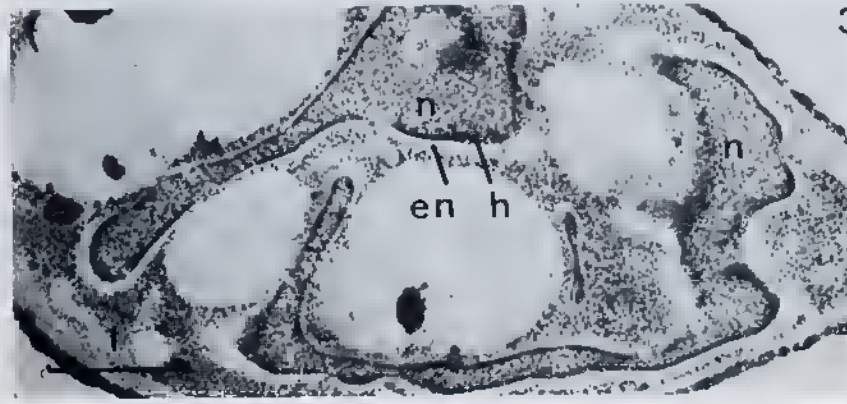
Lorsque la conidie est mûre, un septum se forme dans l'isthme la séparant du conidiophore (Pl. X, fig. 3). Sous ce septum, la paroi interne s'invagine et il se forme un étranglement qui isole une petite portion de cytoplasme contenant des vésicules. Cette portion de cytoplasme isolée jouera ensuite le rôle de disjoncteur car c'est à ce niveau que se produira la rupture (Pl. X, fig. 4). La conidie laisse sur le conidiophore une cicatrice surélevée de 0,5 μm, bien visible en microscopie optique (Pl. IV, fig. 2). C'est pour cette raison que la paroi des vieux conidiophores est verruqueuse.

Planche XI

Fig. 1. — Une conidie peu après sa libération, montrant une structure typique : noyau sphérique (n), glycogène (gy), globules lipidiques (gl.), vacuoles à métachromatine (vc). Aldéhydes + Os O_4. Technique de THIERY. X 20000. Fig. 2 et 3. — Conidies plus âgées, dans lesquelles le noyau (n) s'allonge et devient lobé. Aldéhydes + Os O_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. Fig. 2 : X 28000; Fig. 3 : X 24000.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

4. Le noyau des conidies.

Les conidies que l'on trouve sur les coupes sont pour la plupart des conidies mûres, détachées des conidiophores. Elles possèdent un noyau dont la forme très particulière est unique dans la vie de ce champignon. Il se présente comme un boyau très contourné, le plus souvent ramifié, dont l'épaisseur varie de 1/3 à 1 µm (Pl. XII, fig. 1 et 2). Les coupes isolées ne permettent pas d'imaginer sa structure dans l'espace et notamment de savoir s'il est unique ou bien fragmenté. Il est limité par une enveloppe nucléaire qui possède les deux feuillets typiques, mais dont les pores sont très rares (Pl. XIII, fig. 1). A l'intérieur, l'hétérochromatine est répartie presque uniformément contre l'enveloppe nucléaire, tandis que la partie interne est occupée par un nucléoplasme homogène formé par un réseau de fibrilles grossières, à mailles lâches. Cette disposition est bien mise en évidence par la technique de MENTRÉ (1972) à l'éthylate de thallium qui se fixe sur les nucléo-protéines (Pl. XII, fig. 3). Nous avons pu vérifier en microscopie optique que ce noyau particulier contient de l'ADN, car il réagit positivement au test de Feulgen. La coloration est certes faible, mais pas plus que celle des noyaux typiques de cette espèce. Par contre il est impossible de savoir si ce noyau contient un nucléole.

Nous avons cherché à suivre l'apparition de cette structure à partir du noyau sphérique du conidiophore. Nous avons déjà signalé que la conidiogénèse était un phénomène rapide : les spores sont produites en grand nombre et mûrissent très vite. De ce fait les spores jeunes sont rares. Cependant on en rencontre quelques unes qui possèdent un noyau sphérique typique (Pl. XI, fig. 1) et d'autres un noyau moniliforme (Pl. XI, fig. 2), ou encore formé par deux lobes reliés par un isthme (Pl. XI, fig. 3). On peut penser que c'est peu après la libération de la conidie que le noyau acquiert rapidement cette forme, puisque les stades intermédiaires manquent.

Nous nous sommes demandé si cette structure nucléaire si aberrante, à notre connaissance jamais signalée, n'était pas due à un phénomène de dégénérescence, lié ou non aux conditions culturales artificielles. Pour répondre à cette question nous avons examiné les spores produites par le champignon dans la nature, en beaucoup plus faible quantité il est vrai. Leur noyau a exactement la même structure que celui des conidies de nos cultures. En outre nous avons également

Planche XII

Fig. 1. — Le noyau (n) des conidies prend finalement la forme d'un long boyau très contourné qui s'insinue entre les autres organites. Glycogène et lipides ont disparu, les vacuoles sont plus grandes. K Mn O_4. × 15000. Fig. 2. — Conidie au même stade que la précédente mais après fixation par les aldéhydes et le tétroxyde d'osmium. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. × 21000. Fig. 3. — Dans le noyau lobé (n), l'éthylate de thallium, suivant la technique de MENTRÉ, met bien en évidence l'hétérochromatine (h) périphérique, tandis que l'enveloppe nucléaire (en), non conservée par la fixation, est réduite à un liseré clair. Aldéhydes. × 21000.

Source : MNHN, Paris

observé les conidies d'une espèce voisine le *Xylaria hypoxylon* et constaté qu'elles étaient tout à fait semblables à celles du *X. polymorpha*.

Cette structure nucléaire ne résulte donc pas des conditions culturales; elle est naturelle. Néanmoins l'éventualité d'une dégénérescence des conidies n'était pas exclue. Nous avons donc vérifié qu'elles sont capables de germer et de donner des cultures semblables à celles obtenues à partir des ascospores. Les conidies sont donc bien des cellules capables d'assurer la propagation de l'espèce. Il est certain que leur noyau reprend la forme sphérique typique, c'est pourquoi son comportement au moment de la germination serait intéressant à suivre. Nous nous proposons de l'examiner ultérieurement. Mais dès maintenant on peut se demander quelle est la signification de cette structure aberrante dans la vie de ce champignon.

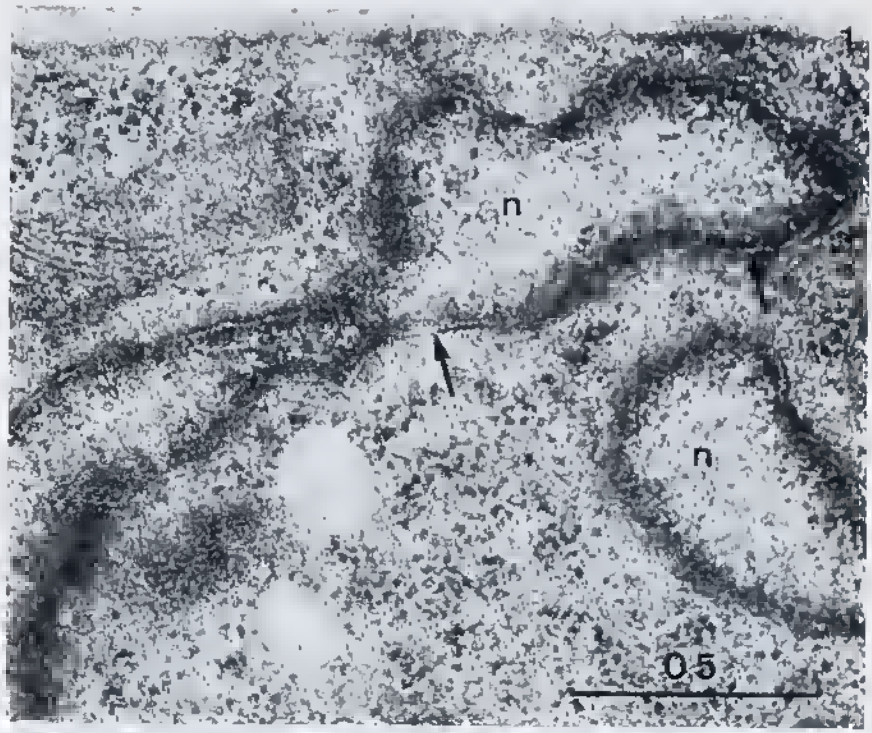
V. CONCLUSIONS

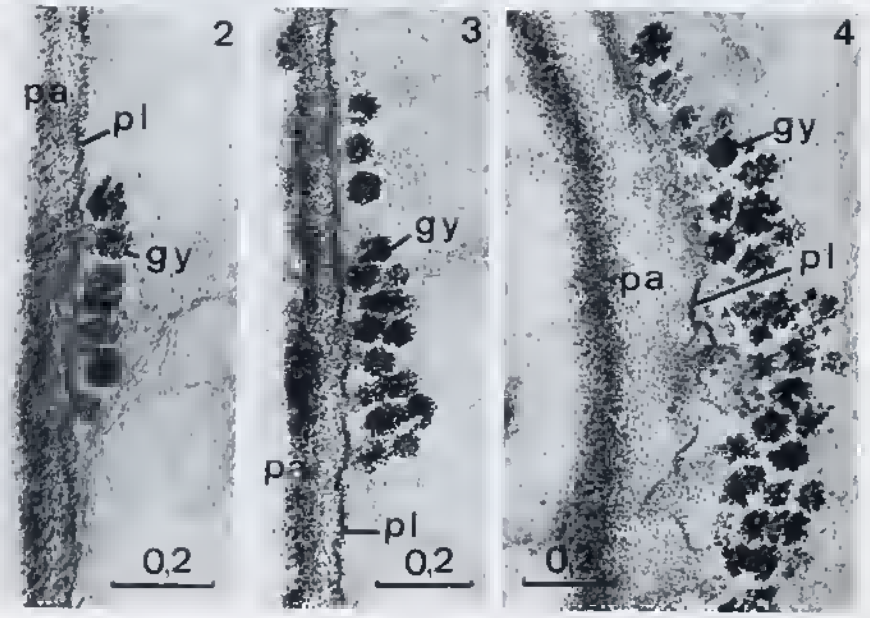
Les clavules du *Xylaria polymorpha* obtenues en culture sont donc des corémies, c'est-à-dire formées de conidiophores dressés, groupés en bouquet produisant des conidies dans la partie supérieure. Sur ce point nos observations sont en accord avec celles de GUÉGUEN (1909), mais elles font apparaître que l'évolution des clavules de cette espèce n'est pas exactement comparable à celles du *X. hypoxylon*. En effet chez ce dernier la croûte stromatique externe s'insinue entre la zone conidiogène et les hyphes internes sans perturber la conidiogénèse si bien que finalement la partie conidifère paraît coiffer le sommet de la clavule, tandis que chez le *X. polymorpha* la croûte stromatique reste superficielle et arrête progressivement la conidiogénèse. Ces différences sont naturellement en rapport avec la reproduction sexuée, qui succède à la phase asexuée (mais qui ne se produit pas dans les cultures). Chez le *X. hypoxylon* la partie terminale conidifère est caduque et les périthèces se forment uniquement dans la partie basale de la clavule; chez le *X. polymorpha* les périthèces apparaissent même sur le sommet de la clavule. Dans la première espèce, et elle seulement, existe donc une ségrégation nette entre les territoires de chacune des deux phases. Et, finalement, dans les deux espèces le développement de la croûte stromatique externe transforme la corémie initiale en un véritable stroma, qui ne ressemble plus aux corémies typiques des Mucédinées.

Planche XIII

Fig. 1. — Détail du noyau lobé (n) d'une conidie : le feuillet externe (flèches) de l'enveloppe nucléaire est seul bien visible, l'interne n'est pas distinct de l'hétérochromatine qui le tapisse sur toute sa surface; le nucléoplasme est formé de fibrilles grossières, à mailles lâches. Aldéhydes + Os O_4. Acétate d'uranyle + citrate de plomb. × 75000. Fig. 2, 3, 4 — Ces trois photographies illustrent l'apparition des rosettes β de glycogène (gy) le long de la paroi d'un conidiophore. La liaison entre les rosettes nouvellement formées et des invaginations du plasmalemme (pl) est apparente. Aldéhydes + Os O_4. Technique de THIERY. Fig. 2 : × 75000, fig. 3 : × 72000, fig. 4 : × 72000.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

En procédant à des amputations du sommet des corémies, GUÉGUEN avait constaté qu'elles ne pouvaient plus s'allonger, mais qu'alors des ramifications se développaient. Il en concluait que l'accroissement était subterminal. Nos observations montrent bien l'existence d'une zone apicale méristématique responsable de la croissance. Néanmoins il ne faut pas perdre de vue que ces hyphes gardent toujours leur individualité et ne forment à aucun moment un plectenchyme. En cela la corémie reste bien différente des rhizomorphes des Basidiomycètes, par exemple de l'*Armillaria mellea* (CHAHSAVAN-BEHBOUDI 1974), chez lequel les hyphes sont soudées en un véritable plectenchyme.

Cette zone méristématique apicale est végétative puisqu'elle assure l'accroissement en longueur de la clavule, mais ensuite, si les conditions de température sont satisfaisantes, elle devient reproductrice grâce à ses hyphes les plus basses qui forment des conidiophores (voir schéma du tableau 1).

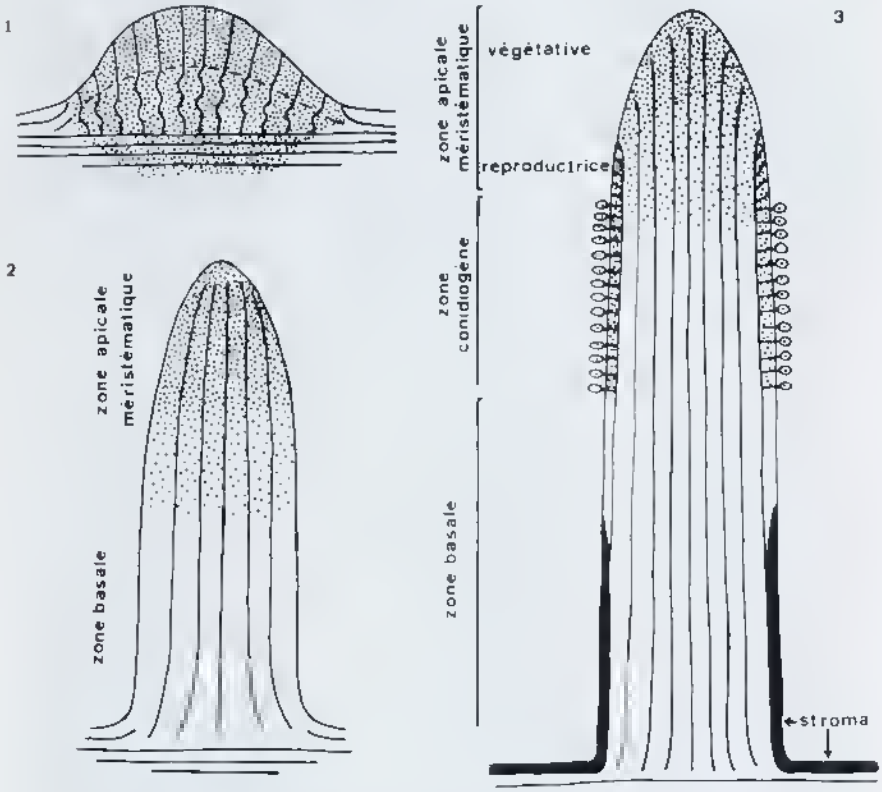


Tableau I. — Représentation schématique de l'évolution d'une clavule : 1. primordium, 2. clavule en croissance, 3. clavule conidiogène. (les pointillés figurent les territoires méristématiques riches en ARN).

Source : MNHN, Paris

Au niveau ultrastructural, on voit que la zone apicale méristématique intéresse les trois ou quatre derniers articles des hyphes. L'article terminal, qui est particulièrement long, contient prés de son sommet les nombreuses vésicules typiques qui assurent l'élongation de la paroi. Celles-ci dérivent du réticulum endoplasmique et il est clair que cette espèce ne posséde pas d'appareil de Golgi typique. Or chez les Phycomycétes, ces vésicules sont des productions golgiennes; on peut donc penser avec CLEMENÇON (1969) et McLAUGHLIN (1972) que certains éléments du réticulum endoplasmique sont comparables à des dictyosomes. Néanmoins nous pensons que seules des localisations d'activités enzymatiques pourraient permettre de résoudre ce probléme.

Au cours de ce travail nous n'avons pas étudié les phénoménes nucléaires. Toutefois notre attention a été attirée par la présence fréquente d'un attractophore contre l'enveloppe des noyaux interphasiques des conidiophores. Il est donc probable que les mitoses qui ont lieu dans les conidiophores sont des mitoses typiques, avec fuseau.

Les conidies de cette espèce, obtenues en culture ou récoltées dans la nature, de même que celles du *X. hypoxylon* sont remarquables par la forme, en boyau contourné, que prend leur noyau pendant la phase de vie ralentie qu'elles mènent jusqu'à la germination. A notre connaissance ce phénoméne inexpliqué est unique.

BIBLIOGRAPHIE

ALBERTINI L., 1970 — Les acides nucléiques et les protéines de la microsporogénèse chez le *Rhoeo discolor* (Hance). Physiologie du nucléole et du tapis plasmodial. Étude autoradiographique et cytophotométrique. Thèse de doctorat d'État, Université de Toulouse, 246 p.

BRENNER D.M. & CARROLL G.C., 1968 — Fine-structural correlates of growth in hyphae of *Ascodesmis sphaerospora*. *J. Bact.* 95 : 658-671.

von BRONSART H., 1913 — Vergleichende Untersuchung über 3 *Xylaria*-Arten. *Ann. Myc.* 2 : 1-13.

BENES K. & KAMINEK M., 1973 — The use of nuclear Fast Red in Plant material successively with Alcian Blue. *Biologia Plantarum* 15 : 294-297.

CARROLL F.E. & CARROLL G.C., 1974 — The fine structure of conidium initiation in *Ulocladium atrum*. *Canad. J. Bot.* 52 : 443-446.

CHADEFAUD M., 1960 — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In : Traité de Botanique systématique de M. CHADEFAUD & L. EMBERGER, Masson éd., T. 1, 1018 p.

CHAHSAVAN-BEHBOUDI B., 1974 — Contribution à l'étude morphologique, morphogénétique et cytologique de l'*Armillaria mellea* (Vahl. ex Fr.) Quélet à anneau membraneux blanc. Thèse doct. ing. Univ. Paris VI, 88 p.

CLEMENÇON H., 1969 — Reifung und endoplasmatisches Retikulum der Agaricalesbasidie. *Z. Pilzk.* 35 : 295-304.

Source : MNHN, Paris

CONSTANTINESCU D.G. & HATIEGANU H., 1974 — Contribution to the study of the chemical nature of the nucleolar argentophil substance. *Acta Histochem.* 48 : 222-231.

CONSTANTINESCU D.G. & HATIEGANU H., 1974 — Metachromasia through uranyl-ions method for nucleic acids detection in the vegetal cell. *Ibid.* 49 : 149-150.

DARGENT R., DARNAUD M. & MONTANT C., 1973 — Sur l'ultrastructure des hyphes en croissance d'*Achlya bisexualis* Coker. Localisation des organites cytoplasmiques et étude de la morphologie des mitochondries. *C. R. Acad. Sc.* 277 : 1141-1144.

EYME J. & ANGELI-COUVY J., 1975 — Cytologie des hyphes d'*Agaricus sylvicola* et *A. bisporus* : évolution des systèmes membranaires cytoplasmiques au cours du développement. *C. R. Acad. Sc.* 281 : 771-774.

GIRBARDT M., 1968 — Ultrastructure and dynamics of the moving nucleus. In : Aspects of cell motility. Symp. Soc. Exp. Biol. *23 : 249-259.*

GIRBARDT M., 1969 — Die Ultrastruktur der Apikalregion von Pilzhyphen. *Protoplasma* 67 : 413-441.

GIRBARDT M., 1971 — Submikroskopische Cytologie der Pilzzelle. *Forstsch. Bot.* 33 : 19-32.

GROVE S.N. & BRACKER C.E., 1970 — Protoplasmic organization of hyphal tips among fungi : vesicles and Spitzenkörper. *J. Bact.* 104 : 989-1009.

GUÉGUEN F., 1907 — Recherches biologiques et anatomiques sur le *Xylaria hypoxylon*. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 23 : 186-217.

GUÉGUEN F., 1909 — L'état conidien du *Xylaria polymorpha* Grev. étudié dans ses cultures. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 25 : 89-97.

HARPER R.A., 1897 — Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. *Jahrbuch für Wissensch. Bot.* 30 : 249-284.

HATIEGANU H. & CONSTANTINESCU D.G., 1973 — Données sur le comportement des acides ribonucléiques nucléolaires pendant la mitose des cellules méristématiques radiculaires de *Lupinus albus* L. *C. R. Acad. Sc.* 277 : 1985-1987.

HATIEGANU H. & CONSTANTINESCU D.G., 1974 — Nouvelles données sur le comportement des acides ribonucléiques pendant la mitose végétale. *Ibid.* 279 : 267-269.

HOLLANDE A., CACHON J. & CACHON M., 1969 — La dinomitose attractophorienne à fuseau endonucléaire chez les Radiolaires Thalassophysidae. Son homologie avec la mitose des Foraminifères et avec celle des Levures. *C. R. Acad. Sc.* 269 : 179-182.

HOLLANDE A. & CARRUETTE-VALENTIN J., 1971 — Les attractophores, l'induction du fuseau et la division cellulaire chez les Hypermastigines. Étude infrastructurale et révision systématique des Trichonymphines et des Spirotrichonymphines. *Protistologica* 7 : 5-100.

HUNSLEY D., 1973 — Apical wall structure in hyphae of *Phytophtora parasitica*. *New phytol.* 72 : 985-990.

KUNKEL W., 1974 — Ultrastruktur des Kern-assoziierten Körperchens («centriolar plaque», «MTOC», «KCE») während der Interphase in der Konidie von *Aspergillus nidulans*. *Zeitschrift f. Allg. Mikrob.* 14 : 53-61.

LISON L., 1960 — Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes. 2 vol. 842 p., Gauthier-Villars éd., Paris.

Mc CLURE W.K., PARK D. & ROBINSON P.M., 1968 — Apical organization in the somatic hyphae of Fungi. *J. gen. Microbiol.* 50 : 177-182.

Mc LAUGHLIN D.J., 1972 — Golgi apparatus in the postmeiotic basidium of *Coprinus lagopus*. *J. Bact.* 110 : 739-742.

Mc LAUGHLIN D.J., 1973 — Ultrastructure of sterigma growth and basidiospore formation in *Coprinus* and *Boletus*. *Canad. J. Bot.* 51 : 145-150.

Source : MNHN, Paris

MARCHANT R., PEAT A. & BANBURY G.H., 1967 — Ultrastructural basis for hyphal growth. *New Phytol.* 66 : 623-629.

MARCHANT R. & ROBARDS A.W., 1968 — Membrane systems associated with the plasmalemma of plant cells. *Ann. Bot.* 32 : 457-471.

MENTRÉ P., 1972 — Coloration sur coupes ultra-fines des acides nucléiques et de certains polysaccharides par le thallium en solution alcoolique. *J. Micr.* 14 : 251-270.

MOENS P.B. & RAPPORT E., 1971 — Spindles, spindle plaques, and meiosis in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* (Hansen). *J. Cell. Biol.* 50 : 344-361.

RITTER C., di STEFANO H.S. & FARAH A., 1961 — A method for cytophotometric estimation of ribonucleic acid. *J. Histochem. Cytochem.* 9 : 97-102.

ROBINOW C.F. & MARAK J., 1966 — A fiber apparatus in the nucleus of the yeast cell. *J. Cell. Biol.* 29 : 129-151.

ROLAND J.C., 1974 — Cytochimie des polysaccharides végétaux : détection et extraction sélectives. *J. Micr.* 21 : 233-244.

SCHRANTZ J.P., 1967 — Présence d'un aster au cours des mitoses de l'asque et de la formation des ascospores chez l'Ascomycète *Pustularia cupularis* (L.) Fuck. *C. R. Acad. Sc.* 164 : 1274-1277.

SCHRANTZ J.P., 1968 — Ultrastructure et localisation du glycogène chez l'Ascomycète *Galactinia plebeia* Le Gal. *Rev. Cyt. et Biol. vég.* 31 : 151-154.

SCHRANTZ J.P., 1969 — Existence de mitoses atractophorienne chez les Ascomycètes. *C. R. Acad. Sc.* 269 : 2520-2521.

SCHRANTZ J.P., 1970 a — Étude cytologique, en microscopie optique et électronique, de quelques Ascomycètes. I. Le noyau. *Rev. Cyt. et Biol. vég.* 33 : 1-100.

SCHRANTZ J.P., 1970 b — Ibid. II. La paroi. *Ibid.* : 111-168.

SCHRANTZ J.P. & BOISSIERE J.C., 1974 — Étude comparée des parois des asques et des hyphes stromatiques du *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. : composition chimique, cytochimie. *Ibid.* 37 : 107-126.

SPURR A.R., 1969 — A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultr. Res.* 26 : 31-43.

SYROP M., 1973 — The ultrastructure of the growing regions of aerial hyphae of *Rhizopus sexualis* (Smith) Callen. *Protoplasma* 76 : 309-314.

THIERY J.P., 1967 — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Micr.* 6 : 987-1018.

VENABLE J.H. & GOGGESHALL R., 1965 — A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. J. Cell. Biol. 25 : 407-408.

WESTBROOK M.A., 1935 — Observations on nuclear structure in the Florideae. *Beih. bot. Centralbl.* 53 : 564-585.

WESTERGAARD M. & von WETTSTEIN D.V., 1970 — The nuclear cycle in an Ascomycete. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg* 37 : 195-237.

ZICKLER D., 1970 — Division spindle and centrosomal plaques during mitosis and meiosis in some Ascomycetes. *Chromosoma* 30 : 287-304.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOME OBSERVATIONS ON THE NATURE OF HOST-FUNGUS RELATIONSHIP IN MARKET PATHOLOGY

by M.N. KAMAT, V.G. RAO and V. SUBRAMONIAM*

« Host-fungus relationships » as evinced by their repeated associations are of significance in elaborating the concept of parasitism, particularly among those of the micro-fungi inflicting damage to fruits and vegetables during the course of their harvest, transit and storage.

Most fruits have a definite role of susceptibility to a given fungus which comes in contact with the stored produce, under a special type of storage environment. This phenomenon of «host-susceptibility» is correlated to the distribution of the fungus in nature in general and at the «phases» of possible lapses through which the host product is transported after harvest. The following represents schematically those various phases at which storage fungi find successful abodes on susceptible hosts.

	Phases	Stages/Objective
1. Harvest	2. Post-Harvest	Collection
3. Transport	4. Storage	Conservation
5. Whole-sale	6. Retail	Consumption

As it can be observed, the infections at phase (1) are mostly attributable to those of the pathogens carried from the field, usually referred to as «Field-borne pathogens», such as the anthracnose disease of brinjal (RATNAM & NEEMA 1967) caused by *Colletotrichum capsici* (Syd.) Butler & Bisby; *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magn.) Brin. & Cav. on *Vigna sinensis* L. (RAO 1965); besides some Fusarial rots of potatoes (AJREKAR & KAMAT 1923). Cases where the pathogen is «Seed-borne» also is of relevance and significance (SURYANARAYANA & NATH 1963). All the same, from the

* Maharashtra Association for the Cultivation of Science, Poona - 4 India.
Contribution N° 577 from the Department of Mycology & Plant Pathology.

Source : MNHN, Paris

storage pathological view point and objectively, a fungus whether borne-upon a host in the field as latent infection stage to develop later on (SIMMONDS 1941) or have had its infection between phases (2-6) as shown above, poses problems of concern to post-harvest pathologists.

In majority of cases, field-borne infections pose comparatively less pathological problems, although well known field-borne diseases, such as the Ciger-end disease of banana (in the latent stage which develops in storage together with *Deightoniella torulosa* (Sydow) Ellis in combination, SRIMALI 1962); *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. rot of papayas (PRASAD & VARMA 1970); *Pestalotia* rot (*P. psidii* Pat. of guavas (SRIVASTAVA & TANDON 1969) and *Pestalotia* rot (*P. bicolor* Ell. & Ev.) of custard apples (RAO 1968) are some examples of significant severity.

Thus, field-borne diseases have considerable bearing on the prevalence of storage disorders and could best be prevented by systematic erradication methods at the field-level and through techniques of detecting field-borne latent infections following harvest prior to their transport from the field to the market for storage purposes.

As regards infection after harvest (Post-Harvest period phases 2-6) our observations and records, based on surveys carried out in West India have conclusively thrown light on the fact that there exists a certain definite extent of «host-fungus-specificity» amond the admixture of such fungi usually referred to as «storage-fungi». Certain examples of such repeated host-fungus associations encountered during our study and which also reccur and hence significant are :

1) *Rhizopus artocarpi* Racib. on Jack (*Artocarpus integrifolia* L.)
2) *Trichothecium roseum* Link on Papaya (*Carica papaya* L.)
   Cladosporium herbarum Link on Papaya (*Carica papaya* L.)
3) *Thielaviopsis paradoxa* (de Seynes) Hoehn. on Pineaple (*Ananas sativus* Schult.)
   Thielaviopsis paradoxa (de Seynes) Hoehn. on Muskmelon (*Cucumis melo* L.)
4) *Alternaria solani* (Ell. & Mart.) Jones & Gr. on Tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.)
5) *Penicillium italicum* Wehm.
   P. digitatum Sacc. on Mosambi (*Citrus sinensis* Obs.)
   Botryodiplodia theobromae Pat.
6) *Fusarium solani* (Mart.) App. et Wr. on Potato (*Solanum tuberosum* L.)

MULTIPLE INFECTIVITY/SPECIFICITY :

Almost as being analogous to the cases such as above, we have also examples of fungi infecting more than one plant product under storage. This phenomenon of multiple infectivity is highly specific and sometimes concurrent, upon one and the same host, giving distinguishable symptoms and colonies of more than

Source : MNHN, Paris

one fungus. The following chart suggests evidence of such multiple infectivities and specificity (Tables).

CONCEPT OF HOST-FUNGUS ASSOCIATION :

A critical study of such diseases occuring in storages would reveal that the fungi which are commonly associated, well-known as «saprophytes» exist in storage with an obligate relationship in association with certain host-fruits alone as under :

Rhizopus rot of Jack (*R. artocarpi*)
Drechslera rot of Muskmelon (*D. halodes*)
Pseudostemphylium radicinum (Meier et al) Subram. rot of Grapes
Memmoniella zingiberis Rao - dry rot of Zinger (*Zingiber officinale* Rosc.)

Conversaly, well-known pathogens, exist as obligate and fluctuating dependents on diversified host-fruits as under, such as :

(Several) *Fusarium* rots of Potatoes and Tomatoes.
Diplodia rots of Ananas, Snakegourds
Thievalopsis rots of Ananas, Muskmelons and Pears.

From the above it follows that, in considering storage-pathological relationships, a pathogen is that microbe (MILLER 1946) which coexists repeatedly in association with a given plant product following harvest, and that which can be detected under such constant associations, even in widely separated agro-climatic localities. The intensity and prevalence of such associations however, are markedly influenced by meteorological factors in the given locality. This accounts for the prevalence of one disease of a given product in one locality, but not assuming higher incidence at some other locality, for one and the same produce. On the other hand of such instances, a given disease may dominate or may be totally absent.

Records (1965-1976) out of recent studies from this laboratory have resulted in the detection of several hitherto unrecorded post-harvest diseases such as :

1) Waxy-rot of Potatoes caused by *Geotrichum candidum* Link,
2) Soft-rot of Tomato by *Syncephalastrum racemosum* (Cohn.) Schort,
3) Fruit-rot of Squashes (*Cucurbita moschata* Duches.) by *Drechslera halodes* (Drechs.) Subram. & Jain,
4) Grape rot by *Pseudostemphylium radicinum* (Meir et al.) Subram.
5) Cucumber rot caused by *Myrothecium roridum* Tode ex Fr.
6) Black scurf of Sweet-potato caused by *Pellionella indica* Subram. & Rao, besides many other diseases.

These diseases are confined to this part of India only (Maharashtra State, Western India) and have not been reported from Northern India.

On the contrary several other diseases known from North India and elsewhere, such as : *Cunninghamella* rot of Pumpkin (GROVER 1965), *Gliocephalo-*

Source : MNHN, Paris

trichum rot of Apples (JAMALUDDIN & TANDON 1972); *Gilbertella* rot of Pears (MEHROTRA 1963) and of Peaches (MEHROTRA 1966); *Cylindrocarpon* rot of Potatoes (NAYAK 1964); *Sclerotium rolfsii* affecting garlic and several other diseases of significant severity have not been found to prevail in Southern parts of India.

Plate I. — Fruit-rot symptoms on : 1) Goosberry, 2) Pear, 3) Peach, 4) Muskmelon, due to *Fusarium equiseti*, *Thielaviopsis paradoxa*, *Aspergillus niger* and *Thielaviopsis paradoxa* respectively.

Source : MNHN, Paris

The above accounts for the differential distribution, attributable in part, to varying agro-climatic factors besides specific hosts prevalent in such localities.

Some of the common as well as new post-harvest diseases reported recently from Western India have been shown in Plates I, II and III.

Plate II. — Fruit-rot symptoms on : 5) Grapes, 6) Banana, 7) Sweet-orange, 8) Cucumber (*Cucumis sativus* L.), due to : *Pseudostemphylium radicinum*, *Deightoniella torulosa*, *Botryodiplodia theobromae*, and *Myrothecium roridum* respectively.

Source : MNHN, Paris

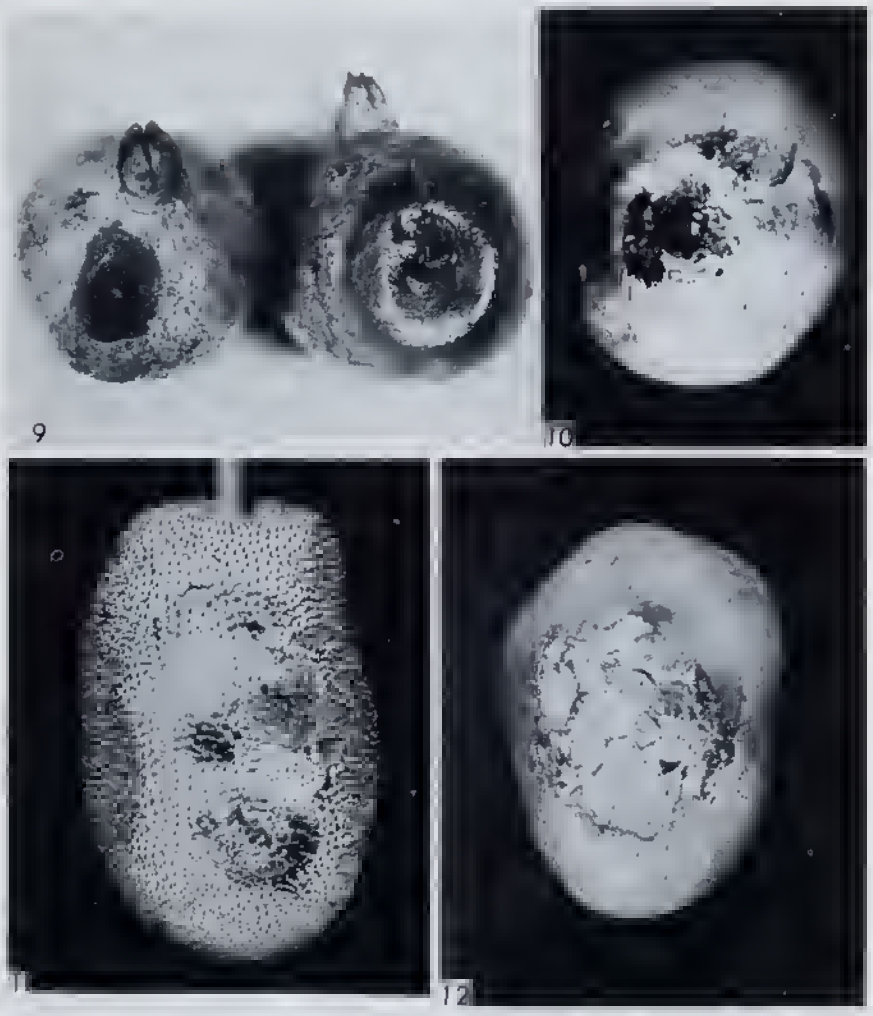


Plate III. — Fruit-rot symptoms on : 9) Pomegranate, 10) Squash (*Cucurbita moschata* Duches.) 11) Jack, 12) Potato, due to : *Aspergillus niger*, *Drechslera halodes*, *Rhizopus artocarpi* and *Geotrichum candidum* respectively.

POSSIBLE CAUSES FOR DIFFERENTIAL DISTRIBUTION OF DISEASES :

The term «distribution» refers in a general sense, to the prevalence of an organism in an area of its most survivability. Thus, biogeographic distribution, is characterised largely by climatic factors, which in turn determine «host-fungus» associations.

Source : MNHN, Paris

A proposal for the classification of phytopathogenic fungi formulated by DURRIEU (1970) probably could as well accomodate storage-fungi. His hypothesis, based on the relative extent of fungus-host-distribution is summarized below (Table 1).

Table 1. — Relative extent of fungus-host-distribution.

Nature	Pathogen distribution	Host distribution
Homotopic	Same distribution as host	Same distribution as pathogen
Amphitopic	Wide distribution	Wide host range
Oligotopic	In few localities through host	Few places
Meiotopic	Smaller areas than host	Wider than host

A critical study of this proposition in respect of market pathology could possibly explain the differential distribution of storage diseases, their relative dominance, total absence or otherwise from place to place, country to continent and in the world at large (Mac FARLANE 1968).

DURRIEU's hypothesis, although does not lay stress on the phenomenon of physiologic specialization among fungi at widely separated areas (and the resulting shifts in hosts associations), nevertheless, would aid us in understanding the true nature and distribution of storage fungi schematically (SUBRAMONIAM 1975). Another aspect of post-harvest diseases that would need critical consideration is the true nature of such fungi and their relative phytopathogenic nature, since intensive and critical studies of this aspect carried out by us during the long period of about 8 years have shown that such storage fungi mainly behave like the saprobes rather than true pathogens (SUBRAMONIAM 1975). In other words, it would be erronious to consider such storage fungi in the nature of true pathogens except those which occur in standing crops under the field conditions aptly called «field diseases» which are distinct from «storage diseases».

DURRIEU's system (1970) explained in relation to storage-fungi of certain hosts has been briefly documented in Table 2.

Source : MNHN, Paris

Table 2. — Durrieu's system (1970) explained in relation to storage-fungi of certain hosts.

Geotype	Host	Fungus	Distribution
Homotopic (Same as host)	*Artocarpus intergrifolia*	*Rhizopus Artocarpi*	India
	Solanum tuberosum	*Fusarium solani*	Africa, Asia, Europe, U.S.A. U.R.S.S.
Amphitopic (Wide and many hosts)	*Lagenaria leucantha*	*Botryodiplodia theobromae*	India
	Prunus persica	*Geotrichum candidum*	Europe, India U.S.A., U.R.S.S.
Oligotopic (Few places through host)	*Achrus sapota*	*Podoxyphium poonensis*	India, Italy
	Daucus carota Vitis vinifera	*Pseudostemphylium radicinum*	U.S.A., India Palestine
Meiotopic (Smaller than host)	*Pyrus communis*	*Coremiella cubispora*	Portugal
	Zingiber officinale	*Memnoniella zingiberis*	India

ACKNOWLEDGEMENTS

Grateful thanks are offered to Dr. G.B. DEODIKAR, Director, M.A.C.S. Poona, for laboratory facilities at the Institute, and to the Ministry of Education, Govt. of India for financial assistance.

REFERENCES

AJREKAR S.L. & KAMAT M.N., 1923 — The relationship of the species of *Fusarium* causing wilt and dry rot of potatoes in W. India. *Agric. J. India* 18 : 515-529.

CHANDRA S. & TANDON R.N., 1964 — A soft-rot of stored onion bulbs. *Curr. Sci.* 33 : 532.

DURRIEU G., 1970 — Les comportements biogéographiques des champignons phytopathogènes. Essai de classification. *Bull. Bot. France* 117 : 533-545.

GROVER R.K., 1965 — A pathogenic *Cunninghamella* on pumpkin and its control. *Indian phytopath.* 18 : 257-266.

JAMALUDDIN & TANDON R.N., 1972 — A storage rot of fruits of apple (*Malus sylvestris*). *Indian Phytopath.* 25 : 593-595.

Source : MNHN, Paris

Mac FARLANE H. H., 1968 — Plant-Host-Pathogen Index. *C. M. I.* Kew, England, pp. 820.

MEHROTRA M.D., 1963 — Fruit-rot of tomato caused by *Gilbertella persicaria* var. *Indica*. *Sydowia* 17 : 17-19.

MEHROTRA M.D., 1966 — Fruit-rot of Peach caused by *Gilbertella persicaria* var. *Indica*. *Mycopath. Mycol. appl.* 29 : 151-154.

MILLER E. V., 1946 — Physiology of *Citrus* fruits in storage. *Bot. Rev.* 12 : 393-423.

NAYAK M. L., 1964 — A new organism causing dry rot of Potatoes. *Sci. & Cult.* 30 : 143-144.

PRASAD S.S. & VERMA R.A.B., 1970 — Fungal diseases of *Papaya* fruits in Bihar. *Indian Phytopath.* 23 : 722-724.

RAO V.G., 1965 — Some new records of Market and Storage diseases of vegetables in Bombay-Maharashtra. *Mycopath.* 27 : 49-59.

RAO V.G., 1968 — A new storage disease of Custard apple from India. *Phytopath. Z.* 61 : 52-56.

RATNAM C.V. & NEEMA K.G., 1967 — Studies on market diseases of fruits and vegetables. *Andhra Agric. J.* 14 : 60-65.

SRIMALI T., 1962 — Some observations on *Deightoniella* fruit-rot and leaf-spot diseases of banana. *Curr. Sci.* 31 : 258-259.

SRIVASTAVA M.P. & TANDON R.N., 1969 — Some storage diseases of orange. *Indian Phytopath.* 22 : 282-284.

SUBRAMONIAM V., 1975 — Nature, distribution of storage fungi. Symposium on Indian Fungi. *Mycol. Soc. of India*, M.A.C.S. Abs. 11, p. 7.

SURYANARAYANA D. & NATH R., 1963 — Seed-borne infection of *Fusarium* of Tinda. *Indian Phytopath.* 16 : 309-311.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAETOPREUSSIA CHADEFAUDII, n. g., n. sp.

(Ascoloculaire : Sporormaiceae) remarquable par ses fulcres

par M. LOCQUIN-LINARD *

RÉSUMÉ. — Ce nouveau genre d'Ascomycète Ascoloculaire périsporié est établi d'après la nouvelle espèce *Chaetopreussia chadefaudii*. Une description détaillée avec illustrations et diagnoses latines est donnée. Ce genre est placé dans la famille des *Sporormiaceae* Munk du fait de sa proche parenté avec les *Preussia* Fuckel.

Il y a quelques années, L. FAUREL nous avait confié une étude sur les champignons coprophiles. Au cours de ce travail mené suivant les techniques de FAUREL & SCHOTTER (1965), nous avons isolé, sur des crottes de chameaux ramassées par L. FAUREL près de Pamesguida (Sahara central), un Ascomycète proche des *Preussia*, remarquable par la présence de fulcres, que nous proposons de nommer : *Chaetopreussia chadefaudii* en hommage au Professeur M. CHADEFAUD qui a toujours porté, à nos travaux, un intérêt bienveillant.

A plusieurs reprises, nous avions noté le développement, sur les crottes, d'un feutrage épais, gris foncé, qui ne fructifiait pas. Puis, lors d'un dernier essai, le feutrage s'est largement étendu sur le papier filtre environnant et de petits ascocarpes noirs, épars, à maturité très lente sont apparus.

CARACTERES CULTURAUX

En boîtes de Pétri, sur milieu gélosé à 1% de malt, après 4 jours à 23°C, les colonies atteignent un diamètre de 10 mm; après 10 jours, elles n'ont que 23 mm. Elles sont formées d'un mycélium noir, abondant, intramatrical et aérien, surmonté de légers filaments blanchâtres qui donnent à la culture un aspect flo-

* Laboratoire de Cryptogamie, M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. — L. A. n° 257 (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

conneux. Les filaments mycéliens noirs n'ont pas tous le même diamètre, ils se ramifient abondamment. Certains, groupés parallèlement par 3 ou 4, forment de petits cordons, quelques autres s'enroulent en boucles. Ils sont septés, lisses ou finement verruqueux, à paroi épaisse et noire. Les filaments blanchâtres, hyalins par transparence, plus fins que les autres, donnent naissance à de nombreuses cellules ampuliformes, hyalines, que nous assimilons à des chlamydospores. N'ayant pu obtenir des cultures monospores du *Chaetopreussia chadefaudii*, nous ne pouvons pas certifier que ces derniers filaments appartiennent bien à ce champignon.

Parfois, après une dizaine de jours, apparaissent des ascocarpes, mais leur développement lent, s'arrête toujours après la formation de fulcres, alors que leur organisation interne est encore peu différenciée. Dans nos cultures nous avons observé, outre les primordiums d'ascocarpes, la présence de petites sphères hyalines pluricellulaires non identifiables. En résumé, nous n'avons pas encore pu obtenir le développement complet du champignon sur milieux artificiels. Cependant, nous avons suivi de près la formation des primordiums et avons complété ainsi les observations faites sur le support naturel.

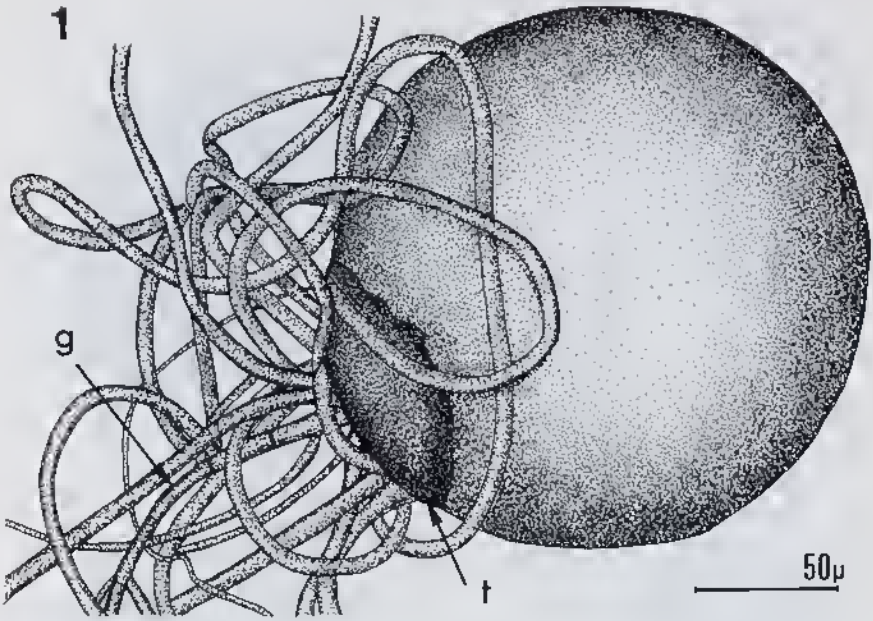
DÉVELOPPEMENT DES PRIMORDIUMS

Les primordiums se forment à l'extrémité de filaments mycéliens brun foncé, septés. Les trois ou quatre dernières cellules augmentent progressivement de volume. Il apparaît dans l'une d'elles, puis dans les autres, une première cloison transversale bientôt suivie d'autres irrégulièrement disposées (fig. 2 a). Les cellules ainsi formées grossissent et se multiplient donnant une masse subglobuleuse, légèrement bosselée, multicellulaire, peu teintée, très colorable au bleu trypan et au bleu lactique (fig. 2 b). Lorsqu'elle atteint un certain diamètre, cette masse brunit par suite de l'épaississement et de la coloration des parois cellulaires, puis, au voisinage de la jonction du filament mycélien «générateur» et du primordium, apparaissent successivement une quinzaine de filaments fulcroïdes brun foncé. A ce stade le carpocentre commence à s'organiser.

DESCRIPTION DE L'ASCOCARPE

Superficiels ou noyés dans le mycélium, les ascocarpes adultes (fig. 1 et 6) sont noirs, subglobuleux, sans ostiole. Ils mesurent environ 190 250 μm de diamètre. Ils restent reliés à leur filament générateur (g) en un point, près ou autour duquel nait une touffe d'une quinzaine de très longs filaments fulcroïdes noirs, non ramifiés, ayant généralement 5 à 8 μm de diamètre, à paroi lisse et épaisse, peu ou non septés sur milieu naturel, plus septés sur milieu artificiel, à base bulbeuse (fig. 4), à extrémité arrondie. Ces fulcres décrivent en tous sens de nombreuses courbes irrégulières et finissent par se confondre avec le mycélium. Ils peuvent éventuellement donner naissance à de nouveaux ascocarpes et se comporter alors comme des stolons. La zone de naissance des fulcres forme une sorte de tache légèrement proéminente très foncée (fig. 1).

Source : MNHN, Paris



Pl. I. — Fig. 1 : Ascocarpe récolté sur crotte. On remarquera qu'ici les fulcres sont très peu septés. g : hyphe génératrice de l'ascocarpe. t : zone de naissance des fulcres plus foncée que le reste du péridium.

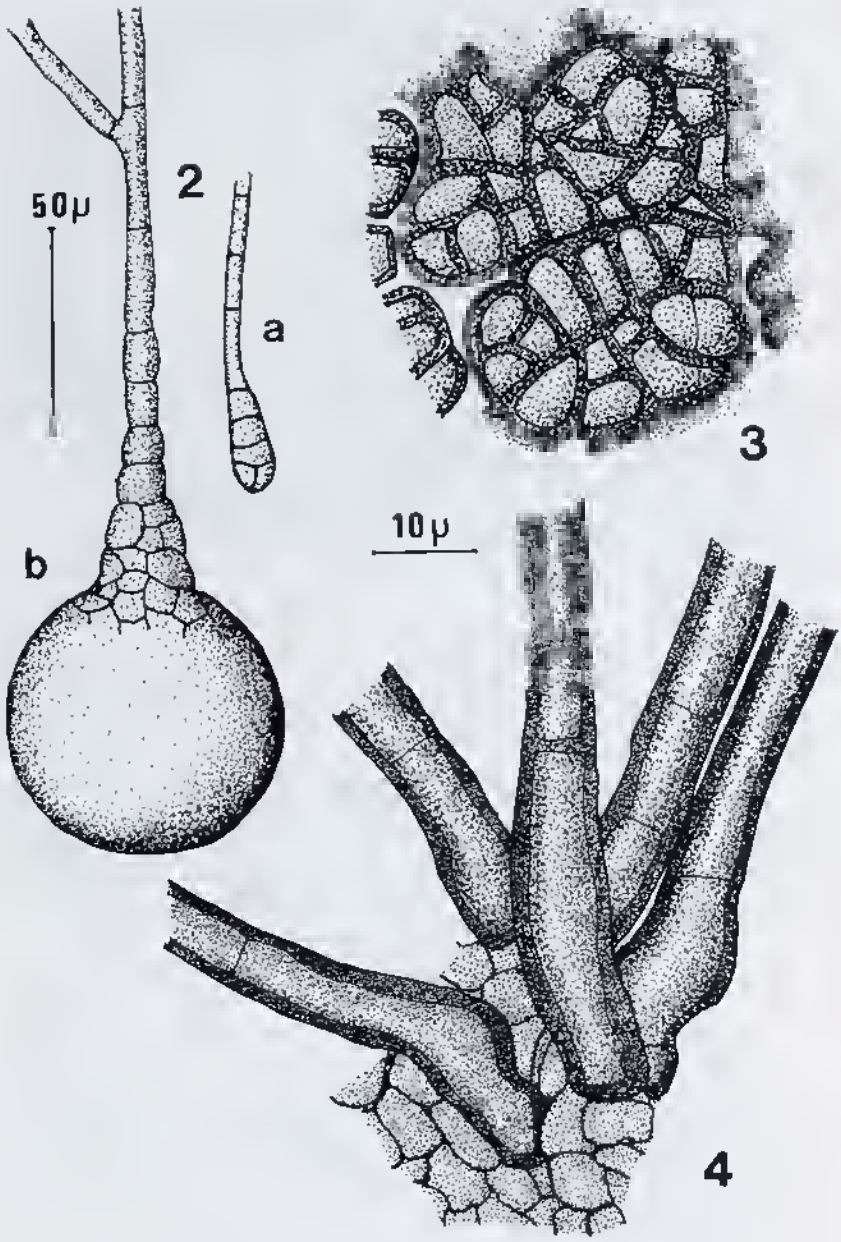
Le péridium, pseudoparenchymateux se compose d'une ou deux couches de cellules à paroi épaisse, brun foncé, qui ont tendance à se disposer en îlots formés d'un nombre variable de cellules délimitées par une paroi un peu plus épaisse. C'est de préférence entre ces îlots que se font les déchirures par compression ou lors de la maturation de l'ascocarpe (fig. 3).

Les asques (fig. 5 et 8) sont engendrés par des dangeardies en crochet à partir d'une zone ascogène ; nous n'avons pas pu observer la localisation de cette zone, elle peut être soit au centre, soit à la base de l'ascocarpe (fig. 7). Les asques sont octosporés, claviformes, larges à l'apex, rapidement rétrécis à la base et prolongés par un stipe qui peut atteindte 30 µm. Ils mesurent environ 40-60 × (11) 12-13 (15) µm (masse sp. 25-30 µm de long). Leur paroi bituniquée, parfois fortement gonflée dans le lactophénol, disparaît par lyse. Nous n'avons pas observé d'appareil apical.

Les asques sont entremêlés de filaments filiformes, évanescents, d'apparence paraphysoïde.

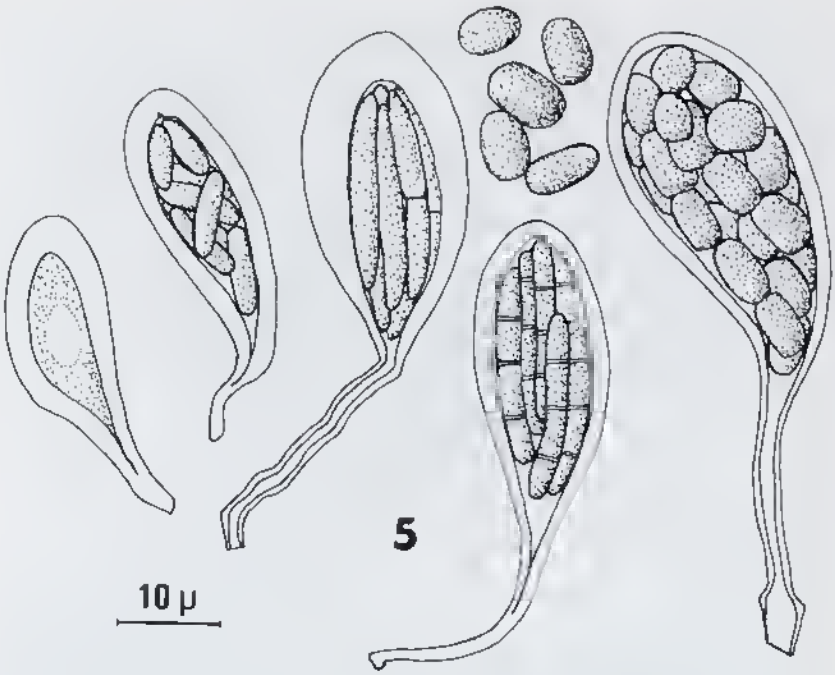
Les ascospores hyalines puis fuligineuses, foncent très lentement avec l'âge. Elles mesurent 24-30 × 4-5 µm. Plus ou moins groupées, elles se disposent parallèlement ou obliquement par rapport à l'axe de l'asque (fig. 5 et 8). De

Source : MNHN, Paris



Pl. II. — Fig. 2 : Primordiums se formant à l'extrémité d'une hyphe génératrice, (deux stades de développement). Fig. 3 : Détail des cellules du péridium organisées en îlots. Fig. 4 : Base bulbeuse de fulcres provenant d'ascocarpes en culture.

Source : MNHN, Paris



Pl. III. — Fig. 5 : Asques à différents stades de développement et cellules sporales désarticulées (dans lactophénol). La paroi ascale se gonfle parfois nettement.

forme cylindrique, à extrémités arrondies, elles sont d'abord unicellulaires puis munies de trois cloisons transversales également réparties, au niveau desquelles se forme un étranglement assez accusé qui prépare une désarticulation en quatre articles elliptiques un peu aplatis aux extrémités, complétement séparés, d'environ 6,5-8 µm de long. Ces articles sporaux sont libérés tardivement dans la cavité carpocentrale par disparition de la paroi ascale. Nous n'avons pas observé de sillon, ni de pore germinatif.

Forme conidienne

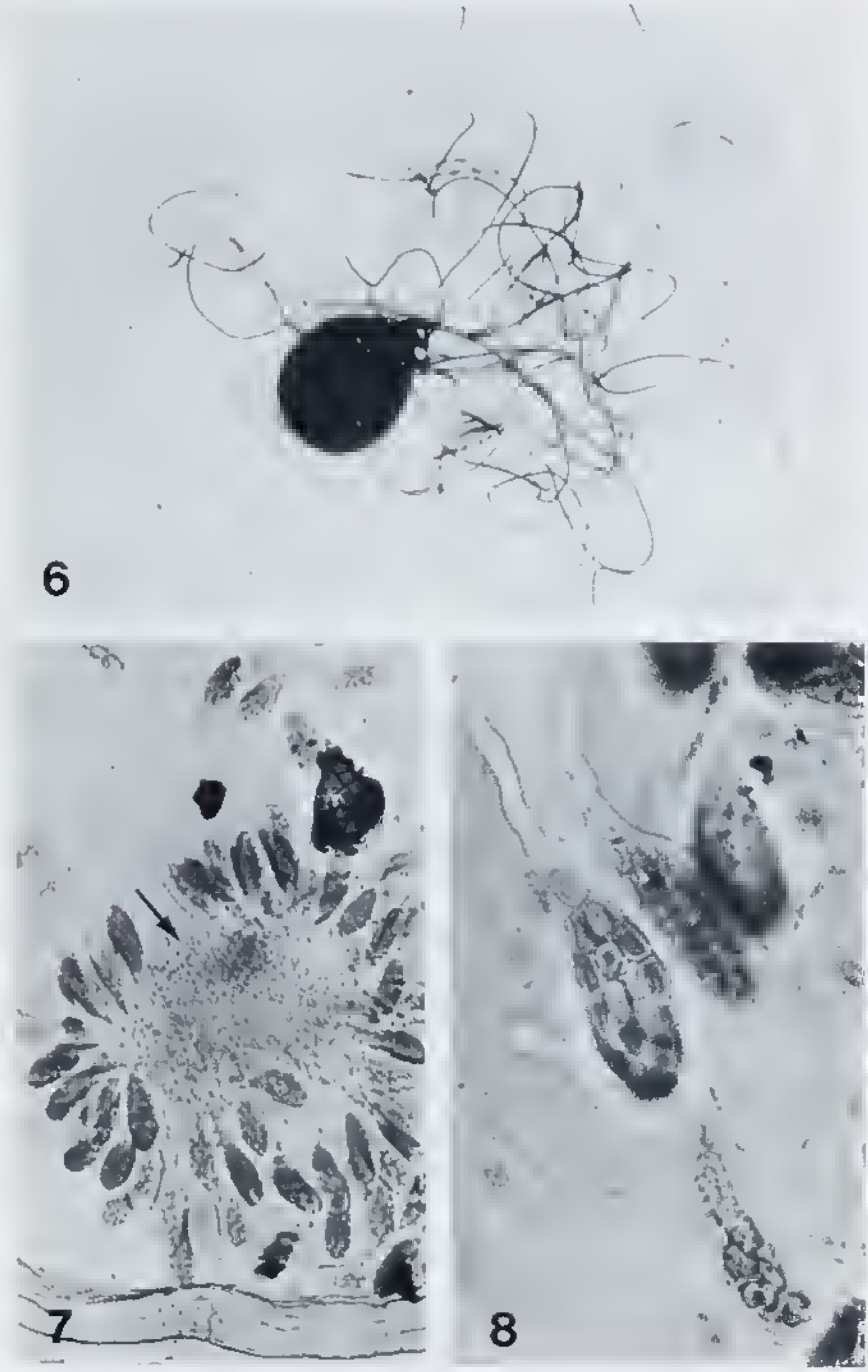
Incertaine pour l'instant.

DIAGNOSES LATINES :

CHAETOPREUSSIA Locquin-Linard, n. g. (Ascoloculaire : Sporormiaceae)

Ascocarpi stromatici, globosi, perisporiati, atri, fulcris atris. Ascis claviformibus, octosporis, evanescentibus. Ascosporis cylindratis, hyalinis, aetate brun-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

nescentibus, e minimum quattuor loculis fere aequalibus, qui demum discedunt constantibus. Filamentis paraphysoideis praesentibus. – Typus : C. chadefaudii.

CHAETOPREUSSIA CHADEFAUDII Locquin-Linard, n. sp.

Fimicola. Primordia ex extrema parte filamentorum mycelii constantia. Ascocarpi stromatici, uniloculares, superficiales, globosi, 190-250 µm, haud plectacei, sine ostiolis, peridio pseudoparenchymatico atro, crista fulcrorum curvorum, atrorum, magis minusve septatorum, levium ac pariete crassa praediti Ascis octosporis, 40-60 X (11) 12-13(15) µm (m. sp. 25-35 µm longis), claviformibus, longe stipitatis, bitunicatis, sero evanescentibus. Ascosporis hyalinis, dein brunneis, cylindratis, superne rotundatis, 24-30 X 4-5 µm, e quattuor loculis fere aequalibus, qui demum discedunt, constantibus. Filamentis paraphysoideis filiformibus. Forma conidiata incerta. – Typus : P.C.

En résumé, le *Chaetopreussia chadefaudii* est un ascoloculaire périsporié à fulcres, non plectascé; ses asques, issus de dangeardies à crochets, sont claviformes, pédicellés, à paroi bituniquée évanescente, et contiennent 8 ascospores cylindriques; ses ascospores sont brunes et formées de 4 cellules presque égales qui se désarticulent avant disparition de la paroi ascale; des filaments paraphysoïdes filiformes évanescents sont mêlés aux asques.

Ces caractères correspondent, dans l'ensemble, à la définition actuelle du genre *Preussia*. La présence de filaments paraphysoïdes, qui est en contradiction avec la diagnose donnée par FUCKEL en 1869, est maintenant admise dans ce genre. Mais, CAIN en 1961 précise, dans sa monographie, que les ascocarpes des *Preussia* sont «sans poils»; ceci est admis par tous les auteurs et, à notre connaissance, aucune espèce de ce genre et des genres voisins *Pycnidiophora* Clum et *Westerdykella* Stolk, n'a été décrite comme ayant des fulcres. Ce caractère original nous paraît justifier la création d'un nouveau genre pour lequel nous proposons le nom de *Chaetopreussia*, que nous plaçons dans la famille des *Sporormiaceae* Munk (1957).

Nous remercions vivement M. ROMAGNESI à qui nous devons le texte latin de la diagnose.

Pl. IV. – Fig. 6 : Ascocarpe récolté sur crotte. Fig. 7 : Zone ascogène. Fig. 8 : Asques.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ARX J. A. von, 1970 — The genera of fungi sporulating in pure culture. J. Cramer, Lehre, 288 p.

ARX J. A. von, 1973 — Ostiole and nonostiole Pyrenomycetes. *Proc. Koninklijka Nederl. Akad. Wet.* 76, sér. C : 289-296.

ARX J. A., von and STORM P. K., 1967 — — Ueber einige aus dem Erdboden isolierte, zu *Sporormia, Preussia* und *Westerdykella* gehörende Ascomyceten. *Persoonia* 4 : 407-415.

BOYLAN B. V., 1970 — The cytology and development of *Preussia flaganii* sp. nov. *Can. J. Bot.* 48, 1 : 163-166.

CAIN R. F., 1961 — Studies of coprophilous Ascomycetes, VII *Preussia. Can. J. Bot.* 39 : 1634-1666.

CHADEFAUD M., PARGUEY-LEDUC A. & BOUDIN M., 1966 — Sur les périthèces et les asques du *Preussia multispora* (Saito et Minoura) Cain et sur la position systématique du genre *Preussia. Bull. Soc. mycol. de Fr.* 82 : 93-122.

FAUREL L. & SCHOTTER G., 1965 — Notes mycologiques. V. Champignons coprophiles du Tibesti. *Rev. Mycol.* 30 : 330-351.

FUCKEL L., 1869 — Symbolae Mycologicae 91, Wiesbaden.

KOWALSKI D. T., 1965 — Development and cytology of *Preussia typharum. Bot. Gaz.* 126, 2 : 123-130.

KOWALSKI D. T., 1966 — The morphology and cytology of *Preussia funiculata. Amer. J. Bot.* 53 : 1036-1041.

KOWALSKI D. T., 1968 — Morphology and cytology of *Preussia isomera. Bot. Gaz.* 129, 2 : 121-125.

LODHA B. C., 1971 — Studies on coprophilous fungi, IV. Some cleistothecial Ascomycetes. *J. Indian bot. Soc.* 50, 2 : 196-208.

MACIEJOWSKA Z. and WILLIAMS E. B., 1963 — Studies on a multiloculate species of *Preussia. Mycologia* 55 : 300-308.

MALLOCH D. and CAIN R. F., 1972 — New species and combinations of cleistothecial Ascomycetes. *Can. J. Bot.* 50 : 61-72.

MUNK A., 1957 — Danish Pyrenomycetes. *Dansk. Bot. Ark.* 17 : 491 p.

RAI J. N. and TEWARI J. P., 1963 — On some isolates of the genus *Preussia* Fuckel from Indian soils. *Proc. indian Acad. of Sc.* 57 B : 45-55.

Source : MNHN, Paris

NEW GENERA AND SPECIES OF HIGHER FUNGI FROM THE DEEP SEA (1615-5315 m) (1)

by J. KOHLMEYER *

SUMMARY. — The mycota of depths below 1000 m differs from that of littoral and sub-littoral habitats. The first indigenous fungi from the deep sea are described and named. They grow on wood and belong to the Ascomycetes and Deuteromycetes. *Bathyascus vermisporus* Kohlm. gen. et sp. nov. (Halosphaeriaceae) occurs in the Pacific Ocean off the California coast on wood panels submerged for two and three years in 1615 and 1720 m. *Oceanitis scuticella* Kohl. gen. et sp. nov. (Sphaeriales) was collected by trawling in 3975 m in the Atlantic Ocean (Gulf of Angola). The Hyphomycete, *Allescheriella bathygena* Kohlm. sp. nov. was found on a wood panel submerged for three years in 1722 m near the Bahama Islands. *Periconia abyssa* Kohlm. sp. nov. (Hyphomycetes) occurred on wood gathered by trawling in 5315 and 3975 m in the Iberian deep sea and in the Gulf of Angola. An unidentified Pyrenomycete and a Hyphomycete (Gulf of Panama, 3710 m) are briefly described. All examined wood specimens from the deep sea are attacked by higher marine fungi provided enough oxygen is available. However, fungal growth and reproduction appear to be slow, probably because of low temperatures which are 2.5 and 4°C at two of the collecting sites.

RÉSUMÉ. — La flore mycologique des profondeurs marines dépassant 1000 m est différente de celle des zones littorales et sub-littorales. Les premiers champignons indigènes des mers profondes sont décrits et nommés. Ils poussent sur le bois et appartiennent aux Ascomycètes et aux Deutéromycètes. *Bathyascus vermisporus* Kohlm. gen. et sp. nov. (Halosphaeriaceae) se rencontre dans l'Océan Pacifique, au large de la Californie, sur des bois immergés depuis deux et trois ans, à 1615 et 1720 m de profondeur. *Oceanitis scuticella* Kohlm. gen. et sp. nov. (Sphaeriales) a été récolté au chalut, par 3975 m de fond, dans l'Atlantique (golfe d'Angola). L'Hyphomycète *Allescheriella bathygena* Kohlm. sp. nov. a été trouvé sur fragment de bois immergé depuis trois ans, à 1722 m de profondeur, près des Iles Bahamas. *Periconia abyssa* Kohlm. sp. nov. (Hyphomycète) a été récolté au chalut, sur bois, par 5315 et 3975 m de fond, dans la mer Ibérienne et dans le golfe d'Angola. Un Pyrénomycète et un Hyphomycète non identifié du golfe de Panama (3710 m) sont décrits brièvement. Tous les fragments de bois provenant de mer profonde qui ont été examinés sont attaqués par des champignons marins supérieurs lorsque la teneur en oxygène est suffisante. Mais la croissance et la reproduction de ces champignons paraissent lents, probablement à cause des basses températures (2°5 et 4°C dans les deux stations de récolte).

(1) Dedicated to Professor M. Chadefaud in recognition of his contribution to cryptogamic botany.

* University of North Carolina, Institute of Marine Sciences, Morehead City, North Carolina 28557, U.S.A.

Source MNHN, Paris

INTRODUCTION

The mycota of the deep sea is largely unknown because collections of substrates in bathyal (upper limit about 200 m), abyssal (upper limit 2000 or 4000 m) or hadal (upper limit 6000 m) zones (BRUUN 1957, WOLFF 1970) are less frequently made than in littoral or sublittoral habitats. The expenses of trawling in deep waters or of anchoring test material in the deep sea limits the specimens available to the marine mycologist. The deep sea contains a large number of endemic animals (WOLFF 1970) and the few fungal collections made so far indicate that the mycota also differs from that of shallow waters. Fungi can be obtained by baiting and incubation techniques from deep-sea sediments or water, and lower and higher fungi have been isolated with these methods from depths as great as 2500 m (GAERTNER 1968), 4450 m (ROTH et al. 1964) and 4610 m (HOEHNK 1961). However, these isolations do not clarify whether the fungi cultured in the laboratory have been active in the ocean or if they are merely produced upon incubation by dormant terrestrial spores, hyphae or other propagules (KOHLMEYER & KOHLMEYER 1971). Therefore, it is preferable to use a «direct» technique in which fungi are searched for microscopically on substrates that had been submerged in the deep sea at known depths (KOHLMEYER 1968, 1969) or that bear traces of other marine organisms if they are obtained by trawling (KOHLMEYER 1970).

No fungi from depths below 1000 m have been named thus far. Some fungi found between 80 and 437 m (JONES & LE CAMPION-ALSUMARD 1970 a, b) include three Ascomycetes and a Fungus Imperfectus which are not restricted to deep water because they occur in littoral and sublittoral habitats as well. The Ascomycete, *Abyssomyces hydrozoicus* Kohlm., collected between 631 and 641 m (KOHLMEYER 1970) is known only from the type collection and may be endemic in deep waters.

The present paper includes descriptions of two new genera and species of Ascomycetes and two new Deuteromycetes, found in depths between 1615 and 5315 m. Two other species are illustrated and briefly described but not named because available material is insufficient for detailed characterizations.

ASCOMYCETES

Bathyascus Kohlm. gen. nov.

Genus Halosphaeriacearum. Ascocarpiis solitaris, subglobosis vel ellipsoideis, partim vel omnino immersis, ostiolatis, papillatis, coriaceis, brunneis; peridiis tenuibus, texturas angulares formantibus; paraphysibus absentibus; centris ascocarpiorum immaturorum cellulis hyalinis, leptodermis, pseudoparenchymaticis impletis; ascis octosporis, fusiformibus ad clavatis, unitunicatis, lepto-

Source : MNHN, Paris

dermis, mox deliquescentibus, eodem tempore maturescentibus, in parte inferiore loculi insertis; ascosporis filiformibus, unicellularibus, hyalinis, sine appendicibus; substratum : lignum immersum; distributio : solum maris; typus generis: Bathyascus vermisporus Kohlm.

Bathyascus Kohlm. gen. nov.

A genus of Halosphaeriaceae. Ascocarps solitary, subglobose or ellipsoidal, partly or completly immersed, ostiolate, papillate, coriaceous, brownish. Peridium thin, forming a *textura angularis*. Paraphyses absent; center of immature ascocarps filled with thin-walled pseudoparenchymatous cells. Asci eight-spored, fusiform to clavate, unitunicate, thin-walled, early deliquescing, ripening simultaneously on a small-celled ascogenous tissue at the base of the ascocarp venter. Ascospores filiform, one-celled, hyaline, without appendages. Substrate : Wood. Range : Deep sea. Type species : *Bathyascus vermisporus* Kohlm. Etymology : From the Greek, βαθυς = deep, deep sea, and ασκος = ascus, in reference to the origin of the genus.

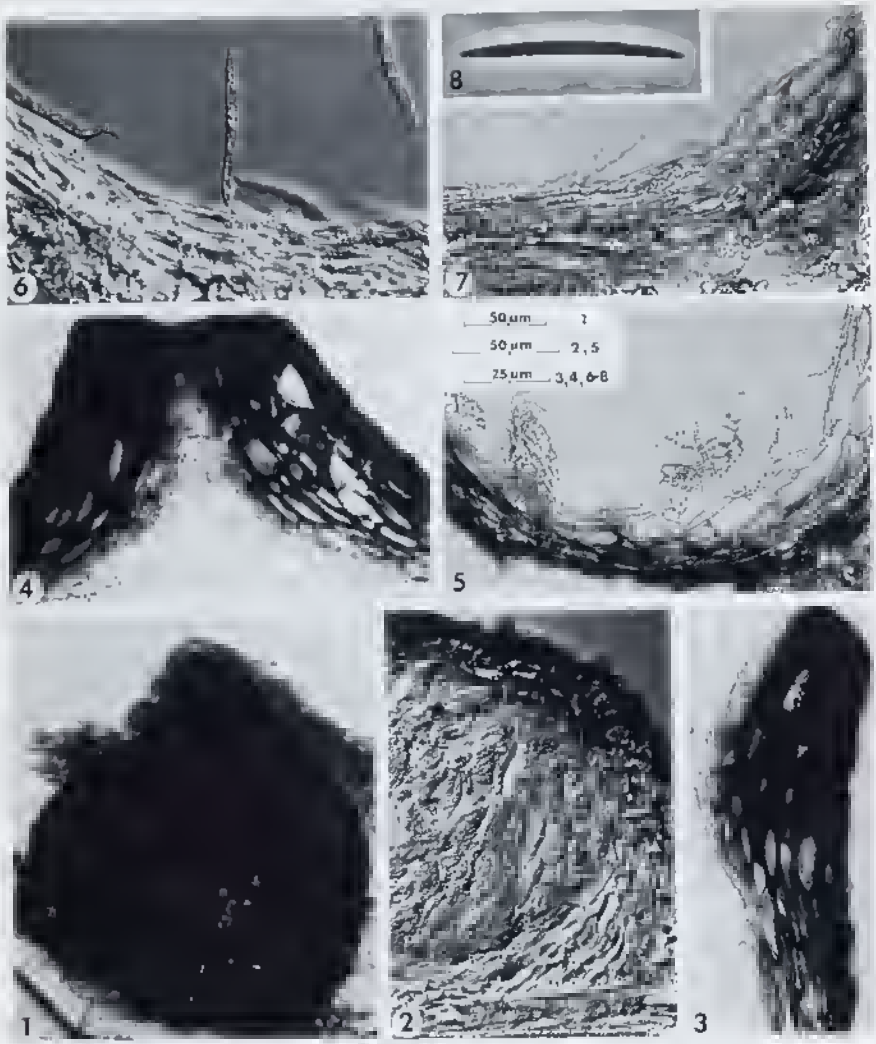
Bathyascus vermisporus Kohlm. sp. nov.

Ascocarpiis 150-260 µm altis (cum papillis), 215-480 µm diam., subglobosis vel ellipsoideis, partim vel omnino immersis, ostiolatis, papillatis, coriaceis, atrobrunneis supra medium, dilute brunneis ad fere hyalinis infra medium, solitariis; peridiis 40-45 µm crassis prope ostiola, 20-30 µm ad bases lateraque, 5-6 stratis cellularum leptodermarum, multiangularium, elongatarum luminibus grandibus, texturam angularem formantibus, in pseudoparenchyma loculi transientibus; papillis vel collis 60-380 µm longis, 60-70 µm diam., cylindricis vel obtuse conicis, atro-brunneis; canalibus ostiolaribus circa 15 µm diam.; periphysibus absentibus; paraphysibus absentibus; centris ascocarpiorum immaturorum cellulis hyalinis, leptodermis, pseudoparenchymaticis impletis, deinde ab ascis compressis; ascis circa 70-80 × 12-14 µm, octosporis, fusiformibus ad clavatis, unitunicatis, leptodermis, mox deliquescentibus, eodem tempora maturescentibus, in parte inferiore loculi insertis; contextibus ascogenis e cellulis leptodermis multiangulis, 6-12 µm diam., compositis; ascosporis 50-72 × 4-5.5 µm, filiformibus vel rariter fusoideis, rectis vel leviter curvatis, saepe apicaliter attenuatis pachydermaticisque, unicellularibus, hyalinis, sine appendicibus; nucleo circa 2 µm diam.; substratum : lignum immersum; distributio : Oceanus Pacificus, solum maris (1615-1720 m).

Bathyascus vermisporus Kohlm. sp. nov.

Ascocarp 150-260 µm high (with papilla), 215-480 µm diam., subglobose or ellipsoidal, partly or totally immersed, ostiolate, papillate, coriaceous, dark browh above, light brown to almost hyaline at the base, solitary (Pl. 1, fig. 1). Peridium 40-45 µm thick around the ostiole, 20-30 µm at the base and sides, composed of 5-6 layers of thin-walled, polygonal, elongated cells with large lumina, forming a *textura angularis*, merging into the pseudoparenchyma of the

Source : MNHN, Paris



Pl. I., fig. 1-8. — *Bathyascus vermisporus* Kohlm. gen. et sp. nov., an Ascomycete from wood at a depth of 1720 m in the Pacific Ocean; from type material, Herb. J. K. N° 1947; Fig. 2 and 6 in Nomarski differential interference contrast, Fig. 8 in phase contrast, all others in brightfield.

1. Ascocarp; 2. Longitudinal section (10 µm) through ascocarp; 3. Peridium near ostiole, 10 µm section; 4. Section (10 µm) through ostiole; 5. Peridium at the side, 10 µm section; 6. Peridium (10 µm section) and ascospores; 7. Peridium at the base, 10 µm section; 8. Ascospore.

center (Pl. I, fig. 4-7). Papillae or necks 60-380 µm long, 60-70 µm diam., cylindrical or obtusely conical, dark brown (Pl. I, fig. 4); ostiolar canal about 15 µm diam.; periphyses absent; walls of some necks extend into lumina of wood

Source : MNHN, Paris

vessels, and, thus, appear warty. Paraphyses absent; center of immature ascocarps filled with hyaline, thin-walled pseudoparenchymatous cells which become compressed by the developing asci (Pl. 1, fig. 5). Asci about 70-80 X 12-14 μm, eight-spored, fusiform to clavate, unitunicate, thin-walled, early deliquescing, ripening simultaneously at the base of the ascocarp venter; ascogenous tissue composed of thin-walled, polygonal cells, 6-12 μm diam. Ascospores 50-72 X 4-5.5 μm, filiform or rarely elongate fusoid, straight or slightly curved, often apically attenuate and thick-walled, one-celled, hyaline, without appendages (Pl. 1, fig. 6 and 8); nucleus about 2 μm diam. Substrate: Submerged wood. Range: Pacific Ocean, deep sea (1615-1720 m). Etymology: From the Latin, *vermis* = worm and *spora* = spore, in reference to the vermiform ascospores.

Material examined: Wood panel (*Pinus* sp.), submerged from Oct. 1963 to 22 Oct. 1965 at 1720 m, southwest of Port Hueneme, Calif., 33°44'N, 120° 45'W (U.S. Naval Civil Engineering Laboratory, Port Hueneme, Submersile Test Unit (STU) 1-2; Muroaka 1966b): Herb. J.K. N° 1947, slides 1-7 (HOLOTYPE NY), slides 8-15 (ISOTYPE IMS); same sampling program, wood panel (*Pinus* sp.) with the pholad *Xylophaga washingtona* Bartsch, submerged from March 1962 to 25 Feb. 1965 at 1615 m, 33°46'N, 120°37'W (STU 1-1, MURAOKA 1966a); Herb. J.K. N° 1821, slides 1 and 2 (PARATYPE NY), slides 3 and 4 (PARATYPE IMS).

This fungus was described earlier but not named (KOHLMEYER 1968) because of insufficient material. In the meantime new specimens became available which make a complete description possible.

The genus can be included in Halosphaeriaceae because of early dissolving asci, thin-walled central pseudoparenchyma which is compressed by the asci, and by the marine occurence. *Bathyascus* is closely related to *Lulworthia* and *Lindra*, but lacks apical chambers and septa in the ascospores. Another superficially similar genus is *Halonectria* which, however, belongs to Hypocreaceae (KOHLMEYER & KOHLMEYER 1964-1969).

Bathyascus vermisporus is an indigenous inhabitant of the bathyal zone because it developed on wood that had been submerged from two to three years at 1615 m and 1720 m. The collection of the species at different times, depths and locations indicates that it is a common deep-sea fungus. Environmental conditions at the two test sites were as follows (MURAOKA 1966 a, b): Temperature 2.45-2.53°C, salinity 34.55-34.56°/oo, dissolved oxygen concentration 1.26 ml/l.

Oceanitis Kohlm. gen. nov.

Genus Sphaerialium. Ascocarpiis gregariis, subglobosis ad ellipsoideis, in superficie hypostromatis tenuis, ostiolatis, periphysatis, epapillatis, carnosis, brunneis ad obscure aurantiacis; peridiis crassis, texturas angulares formantibus; paraphysibus absentibus; centris ascocarpiorum immaturorum cellulis hyalinis,

Source : MNHN, Paris

leptodermis, pseudoparenchymaticis impletis; ascis octosporis, clavatis, unitunicatis, leptodermis, successive in textura ascogena in solo ventris ascarpii maturescentibus, in maturitate basaliter separantibus et sursum trusis ascis juvenis, denique in tholo ascocarpii dissolventibus; ascosporis filiformibus, uniseptatis, hyalinis, appendice singulari filiformi apicali; substratum : lignum immersum; distributio : solum maris; typus generis : Oceanitis scuticella Kohlm. sp. nov.

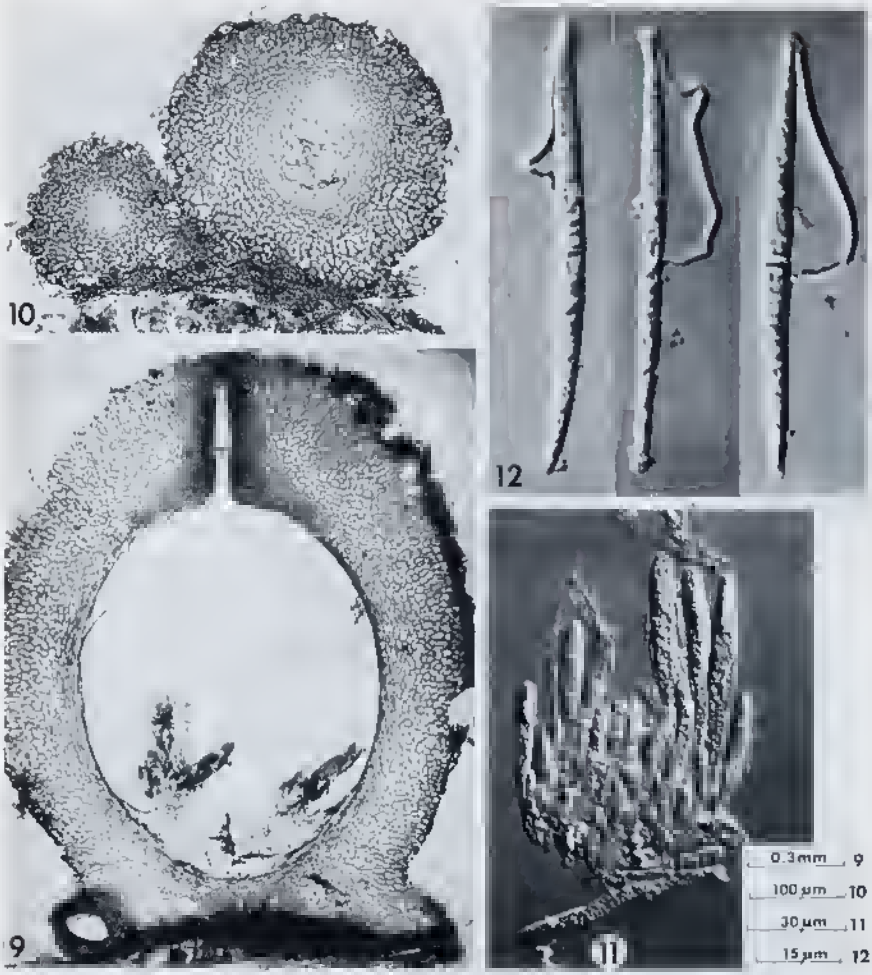
Oceanitis Kohlm. gen. nov.

A genus of Sphaeriales. Ascocarps gregarious, subglobose to ellipsoidal, seated on the surface of a thin hypostroma, ostiolate, periphysate, epapillate, fleshy, brownish to dull orange-colored. Peridium thick, forming a *textura angularis*. Paraphyses absent; center of immature ascocarps filled with thin-walled pseudoparenchymatous cells. Asci eight-spored, clavate, unitunicate, thin-walled, ripening successively on an ascogenous tissue at the bottom of the ascocarp venter, becoming detached at maturity at the base and pushed upward by young asci, eventually dissolving in the upper part of the ascocarp venter. Ascospores filamentous, one-septate, hyaline, with a filiform apical appendage. Substrate : wood. Range : Deep sea. Type species : *Oceanitis scuticella* Kohlm. sp. nov. Etymology : *Oceanitis*, a daughter of the marine god oceanus.

Oceanitis scuticella Kohlm. sp. nov.

Ascocarpiis 1.4-2.03 mm altis, 1.4-1.78 mm diam., subglobosis ad ellipsoideis, rotundatis in apicibus complanatis in basibus, in superficie hypostromatis tenuis, ostiolatis, epapillatis, carnosis, brunneis ad obscure aurantiacis, gregariis; hypostromatibus 30-120 µm crassis, pallidis, cellulis parvis, multiangularibus ad rotundatis luminibus grandibus; hyphis lilacinis in varibus ligni sub hypostromatibus; peridiis 450-470 µm crassis in apicibus, 240-260 µm in lateribus, 17-35 stratis cellularum hyalinarum, pachydermaticarum, multiangularium, isodiametrarum luminibus grandibus, texturam angularem formantibus, versus centrum ascocarpii in cellulis applanatis transientibus; cellulis externis globulis parvis aureis; ostiolis 25-30 µm diam., periphysatis; paraphysibus absentibus; centris ascocarpiorum immaturorum cellulis hyalinis, leptodermis, multiangularibus, isodiametris, pseudoparenchymaticis impletis, deinde ab ascis compressis; ascis 70-90 × 12-17 µm, octosporis, clavatis, unitunicatis, leptodermis, sine apparatibus apicalibus, successive in textura ascogena in solo ventris ascocarpii maturescentibus, in maturitate basaliter separantibus et sursum trusis ascis juvenis, denique in tholo ascocarpii dissolventibus; ascosporis 60-80 × 4-6 µm, filiformibus ad longifusiformibus, uniseptatis, hyalinis, appendice singulari filiformi-apicali; appendicibus 32-50 µm longis, 2(-3) µm in diam. ad basem, filamentosis, attenuatis versus apicem, undulatis, scuticoideis, initio ad latera ascosporarum affixis, deinde separantibus praeter bases; substratum : lignum immersum; distributio : Oceanus Atlanticus, solum maris (3975 m).

Source : MNHN, Paris

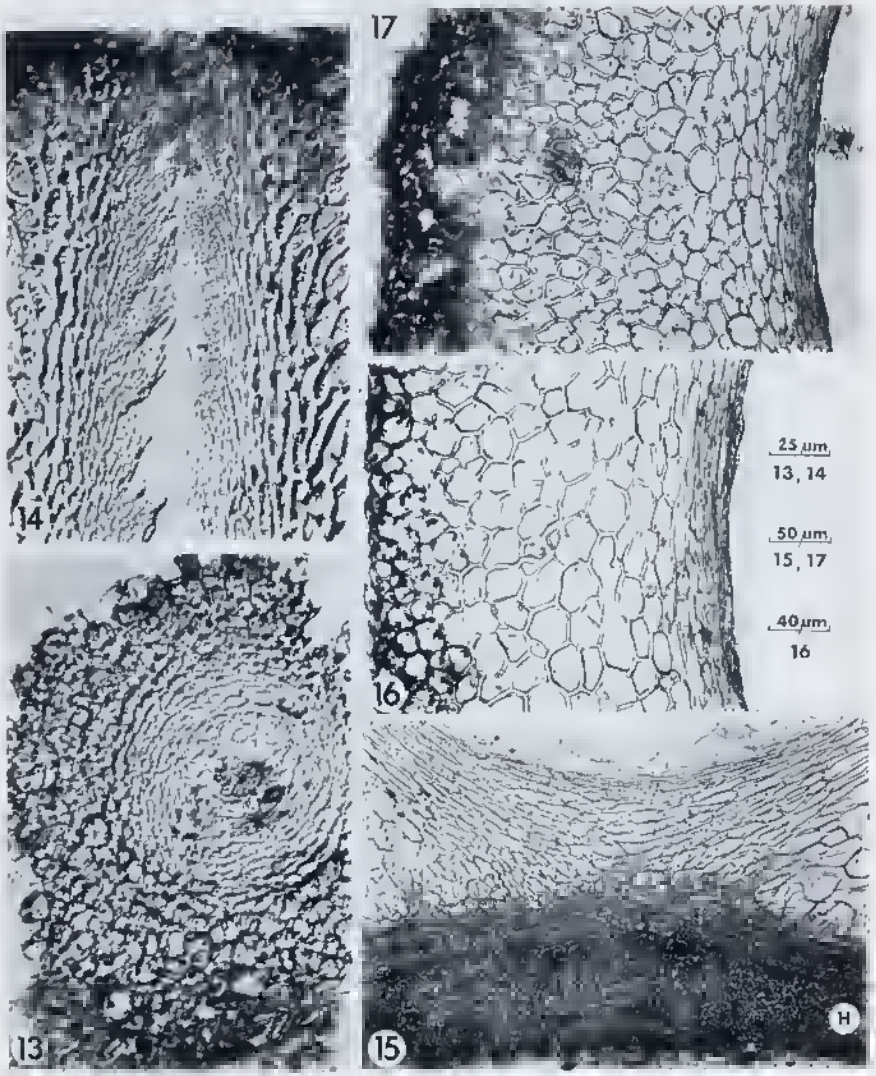


Pl. II., fig. 9-12. *Oceanis scuticella* Kohlm. gen. et sp. nov., an Ascomycete from wood at a depth of 3975 m in the Atlantic Ocean; from type material, Herb. J. K. Nº 2971; fig. 9 and 10 in brightfield, the others in Nomarski differential interference contrast. 9. Longitudinal section (16 µm) through mature ascocarp; 10. Sections (8 µm) through immature ascocarps, stained in violamin; 11. immature asci; 12. Ascospores with whip-like gelatinous appendages.

Oceanitis scuticella Kohlm. sp. nov.

Ascocarps 1.4-2.03 mm high, 1.4-1.78 mm diam., subglobose to ellipsoidal, round at the top, flat at the base, seated on the surface of a thin hypostroma, ostiolate, epapillate, fleshy, brown to dull orange-colored, gregarious (Pl. II, fig. 9, 10; Pl. III, fig. 13). Hypostroma 30-120 µm thick, light-colored, composed of small, polygonal to rounded cells with large lumina (Pl. III, fig. 15); masses

Source : MNHN, Paris



Pl. III, fig. 13-17. — *Oceanitis scuticella* Kohlm. gen. et sp. nov. from type material, Herb. J. K. N° 2971; 13 and 14 in Nomarski differential interference contrast, the others in bright-field.

13. Longitudinal section (8µm) through immature ascocarp, stained in violamin; ascogonial cells in the centrum appear dark; 14. Longitudinal section (16µm) through ostiole with periphyses; 15. Section (16µm) through base of ascocarp with peridium and hypostroma (H); 16. Section (12µm) through peridium from lateral part of ascocarp; outer cells (to the left) filled with yellowish-orange globules causing the colored appearance of the ascocarp; 17. Same as fig. 16; section from the upper third of the ascocarp.

Source : MNHN, Paris

of lilac-colored hyphae can be found in the wood vessels under the stromata. Peridium 450-470 μm thick at the apex, 240-260 μm at the sides, composed of 17-35 layers of hyaline, thick-walled, polygonal isodiametric cells with large lumina, forming a *textura angularis*; merging towards the center into flattened cells; outer 3-7 cells filled with small yellowish globules (Pl. III, 15-17). Ostioles 25-30 μm diam; ostiolar canal periphysate (Fig. 14). Paraphyses absent; center of immature ascocarps filled with hyaline, thin-walled, polygonal, isodiametric, pseudoparenchymatous cells which are eventually compressed by the asci (Pl. II, fig. 10 and Pl. III, fig. 13). Asci 70-90 X 12-17 μm, eight-spored, clavate, unitunicate, thin-walled, without apical apparatus, ripening successively on an ascogenous tissue at the bottom of the ascocarp venter, becoming detached at maturity at the base and pushed upward by young asci, eventually dissolving in the upper part of the ascocarp venter (Pl. II, fig. 11). Ascospores 60-80 X 4-6 μm, filiform to elongate fusiform, one septate, hyaline, with one apical appendage; appendages 32-50 μm long, 2(3) μm diam at the base, filamentous, tapering towards the apex, wavy, whip-like, at first attached to the side of the ascospore, becoming detached from the wall, but adhering with its base to the apex of the ascospore (Pl. II, fig. 12). Substrate: Submerged wood. Range: Atlantic Ocean, deep sea (3975 m). Etymology: From the Latin, *scutica* = whip, and *-ellus* = diminutive suffix, indicating resemblance, in reference to the whip-like, appendaged ascospores.

Material examined: Alcohol-preserved wood containing mollusk borers (*Xylophaga* sp.) collected by trawl in 3975 m in 1971, R. V. «Jean Charcot», cruise WALDA (Centre Océanologique de Bretagne, France), station n° 017, Gulf of Angola (14°31'S/9°46'E), sample CY12, Herb. J. K. N° 2971a, slides 1-10 and ascocarps in alcohol (HOLOTYPE PC); Herb. J. K. N° 2971b, slides 11-21 and ascocarps in alcohol (ISOTYPE IMS).

The new genus can be included in Sphaeriales (sensu MUELLER and von ARX 1973) but the exact taxonomic position of *Oceanitis* is difficult to ascertain. Some characters agree with Hypocreaceae (sensu ROGERSON 1970), others with Halosphaeriaceae (sensu KOHLMEYER 1972). The soft, fleshy and light-colored peridium (Pl. III, fig. 15-17), and the hypostroma (Pl. III, fig. 15) concur with hypocrealean features, whereas the centrum of the ascocarp is devoid of apical paraphyses. Instead, the venter of young ascocarps of *O. scuticella* is filled with thin-walled pseudoparenchymatous cells (Pl. II, fig. 10, Pl. III, fig. 13) which are pushed aside and compressed by the developing asci. Such central pseudoparenchyma is characteristically found in Halosphaeriaceae (KOHLMEYER & KOHLMEYER 1966), as are ascospore appendages and early deliquescing asci (KOHLMEYER 1972). The earliest stages of development of *O. scuticella* show a large-celled peridium and a globose, central pseudoparenchyma composed of smaller cells (Pl. II, fig. 10, Pl. III, fig. 13). Eventually, some ascogonial cells appear in the lower third of the centrum and can be differentiated from the surrounding vegetative cells by violamin which stains the fertile cells a dark blue (Pl. II, fig. 10 and Pl. III, fig. 13).

Source : MNHN, Paris

The material bearing *Oceanitis scuticella* was collected on the bottom of the ocean in a trawl. Therefore, it is uncertain if rhe species had developed at the particular depth. However, the presence of deep-sea boring mollusks and of *Periconia abyssa*, a species collected also in another location in a trawl at 5315m, indicate that *O. scuticella* is a deep-sea fungus.

Ascomycetes, Ignotus

Ascocarps 480-750 µm high, 400-750 µm diam., subglobose, seated with a flat base on a brown subiculum, ostiolate, with a long brown neck, soft, white, gregarious, developing superficially on walls of empty tunnels caused by mollusk borers (Pl. IV, fig. 19). Subiculum sclerenchymatous near the ascocarp, merging into brown hyphae, 4-5 µm diam. at the base (Pl. IV, fig. 18). Peridium two-layered; outer layer composed of large isodiametric, polygonal, thin-walled, hyaline cells with large lumina; inner layer composed of elongated, flat, hyaline cells with narrow lumina, merging into the central pseudoparenchyma (Pl. IV, fig. 18); brown irregular deposits are found between the outer and inner peridial layer of almost mature ascocarps. Necks up to 2.3 mm long, 70-100 µm diam. at the base, 40 µm diam. at the tip, two-layered, blackish-brown, shiny (Pl. IV, fig. 19); cells of outer layer forming a brown *textura epidermoidea*; inner layer composed of elongated brown cells running parallel to the long axis of the neck; ostiolar canal possibly lined with periphyses; the outer peridial layer of the ascocarp surrounds the base of the neck like a collar (Pl. IV, fig. 19). Asci clavate, thin-walled, seated on a convex ascogenous tissue at the base of the ascocarpial venter; only immature stages found. Ascospores not seen.

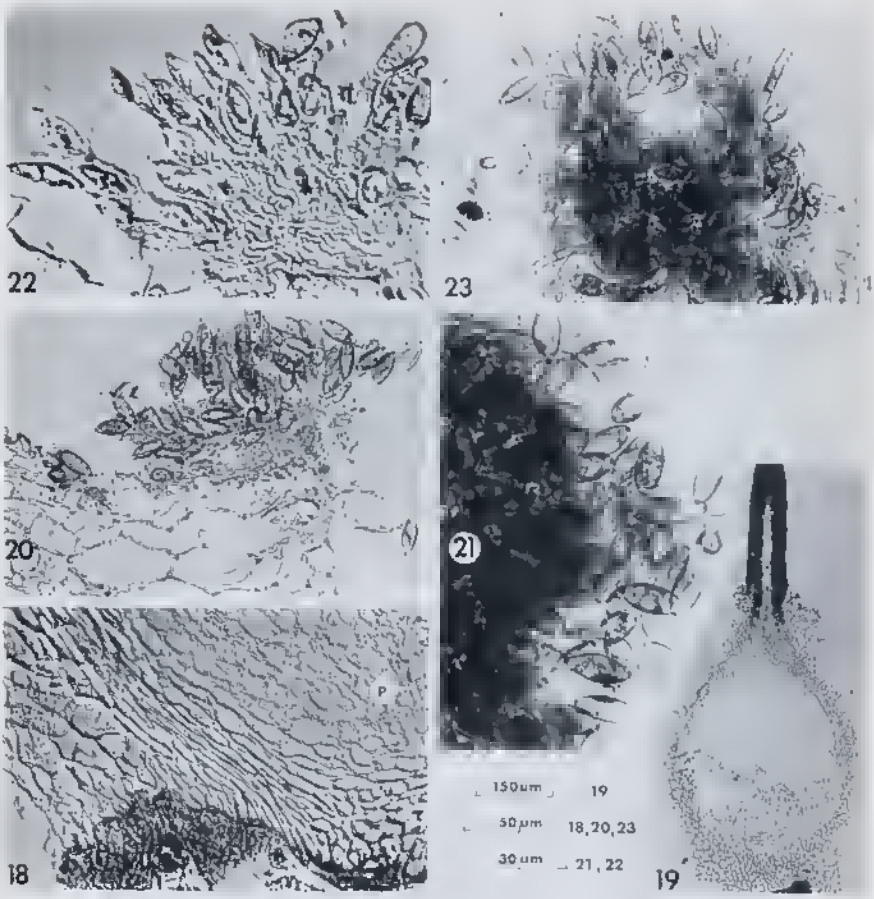
Material examined: Alcohol-preserved wood containing the mollusk borer, *Lyrodus bipartita* (Jeffreys), collected in 3710 m on 13 may 1952, Gulf of Panama (5°49'N/78°52' W), Galathea Expedition (Zoologiske Museum Kobenhavn), station N° 726, Herb. J. K. 2470 (IMS).

This Pyrenomycete is a new species as evidenced by the peculiar structure of peridium and neck. It cannot be named at this time because only immature ascocarps are available and ascospores are unknown. An unknown Deuteromycete occurs on the same material (see below). It is uncertain if these two fungi are indigenous deep-sea organisms because the wood supporting them contains the teredinid *Lyrodus bipartita*. As Teredinidae are shallow-water inhabitants (TURNER 1965, 1966, 1967), fungi found in the same wood could be either sublittoral species too, or they could have developed in the deep sea after the wood has sunk into the abyss.

Pl. IV., fig. 18 and 19. — Ascomycetes, Ignotus, collected on wood at a depth of 3710 m in the Pacific Ocean.

18. Section (6 µm) through base of ascocarp with dark subiculum at the bottom; thin-walled pseudoparenchyma (P) in the centrum; Nomarski differential interference contrast; 19. Longitudinal section (6 µm) through immature ascocarp with dark subiculum and neck; part of outer wall layer broken off; brightfield.

Source : MNHN, Paris



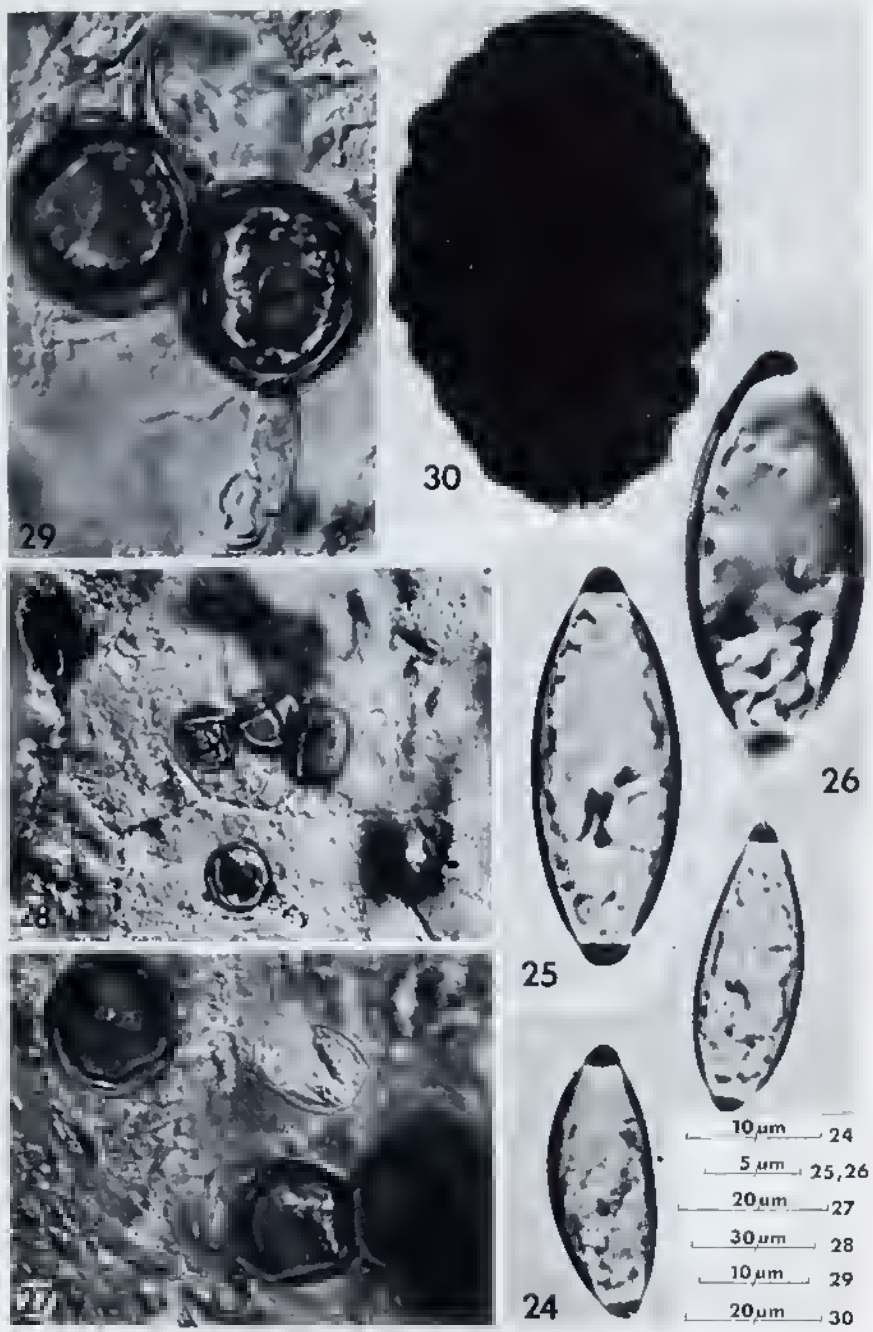
Pl. IV., fig. 20-23. — *Allescheriella bathygena* Kohlm. sp. nov., a Hyphomycete from wood at a depth of 1722 m in the Atlantic Ocean; from type material, Herb. J. K. N° 2469; fig. 22 in Nomarski differential interference contrast, the others in brightfield. 20. Longitudinal section (8 µm) through conidia-producing sporodochium on the wood surface; 21. Surface view of conidia at edge of sporodochium; 22. Same as fig. 20, 4 µm section; 23. Surface view of sporodochium, hyphae and conidia.

FUNGI IMPERFECTI

Allescheriella bathygena Kohlm. sp. nov.

Mycelio in substrato immerso; hyphis 2-4 µm diam., septatis, brunneis, sporodochia formantibus; stromatibus 80-130 µm diam., 40-50 µm altis, pulvinatis, partim immersis, pseudoparenchymaticis, e cellulis multiangularibus, leptoder-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

maticis, luminibus grandibus, compositis, texturam angularem formantibus, conidiis in superficie producentibus; cellulis conidiogenis circa 20 X 4 µm, monoblasticis, terminalibus, determinatis, cylindricis, rectis, hyalinis ad dilute brunneis, e cellulis apicalibus stromatum orientibus; conidiis (16.5-)17-24(-26) X 6.5-9 µm, solitariis, acrogenis, unicellularibus, ellipsoideis ad fusiformibus, apicibus rotundatis, pachydermis praecipue in apicibus, dilute brunneis; substratum : lignum; distributio : Oceanus Atlanticus, solum maris.

Allescheriella bathygena Kohlm. sp. nov.

Mycelium immersed in the substrate. Hyphae 2-4 µm diam., septate, brown, forming sporodochia (Pl. IV, fig. 20-23). Stroma 80-130 µm diam., 40-50 µm high, pulvinate, partly immersed, pseudoparenchymatous, composed of polygonal, thin-walled cells with large lumina, forming a *textura angularis*, producing conidia on the surface (Pl. IV, fig. 20 and 22). Conidiogenous cells about 20 X 4 µm, monoblastic, terminal, determinate, cylindrical, straight, hyaline to light brown, arising from the upper cells of the stromata; these cells are rare in the material at hand because almost all conidia are fully mature and loose on the surface of the sporodochium. Conidia (16.5)17-24(-26) X 6.5-9 µm, solitary, acrogenous, one-celled, ellipsoidal to fusiform with rounded ends, thick-walled, especially at the apices, smooth, light brown (Pl. V, fig. 24-26). Substrate : Wood. Range : Atlantic Ocean, deep sea (1722 m). Etymology : From the Greek, βαθυς = deep, deep sea, and the suffix -γενης = -born, in reference to the origin of the species.

Material examined : Wood panel, submerged from 4 Apr. 1962 to 17 Feb. 1965 at 1722 m, 15 m off the bottom, Tongue of the Ocean near Andros Island (Bahama Islands), 24°56.5'N, 77°48'W (U.S. Naval Oceanographic Office sampling program; DE PALMA 1969, 1970); Herb. J. K. N° 2469, slides 1-6, (HOLOTYPE NY), slides 7-12 (ISOTYPE IMS).

This species has been illustrated earlier without being named (KOHLMEYER 1969). It can be accomodated in *Allescheriella* P. Hennings as circumscribed by S. J. HUGHES (1951) and ELLIS (1971). It differs from this genus by the possession of stromata (Pl. IV, fig. 20 and 22). However, this difference does not appear significant because hyphae of the type species, *A. crocea* (Mont.) Hughes, anastomose and form cushions (ELLIS 1971). Therefore, a tendency of hyphae to aggregate is present in this genus.

Pl. V., fig. 24-26 — *Allescheriella bathygena* Kohlm. sp. nov.; same data as in fig. 20-23; conidia, fig. 26 in Nomarski differential interference contrast, the other in brightfield.

Fig. 27-29 — *Periconia abyssa* Kohlm. sp. nov., a Hyphomycete collected on wood at a depth of 5315 m in the Atlantic Ocean; from type material, Herb. J. K. N° 3811; Nomarski differential interference contrast. 27. Mature dark conidia and one hyaline, immature conidium on the wood surface; 28. Conidia on conidiogenous cells on the wood surface; 29. Conidia and conidiogenous cell.

Fig. 30. — Hyphomycetes, Ignotus, collected on wood at a depth of 3710 m in the Pacific Ocean; conidium in brightfield.

Source : MNHN, Paris

There is no doubt that *A. bathygena* is a deep-sea fungus of the bathyal zone. The wood panel which supported it had been submerged at 1722 m for almost three years and was preserved in ethyl alcohol after recovery (DE PALMA 1970). Wood panels from the same test, but in contact with the bottom, contained the deep-sea boring mollusk *Xyloredo nooi* Turner (Xylophagainae; TURNER 1972), and fungal attack of a wood panel from this test was also illustrated by TURNER (1966). The temperature at the test site was 4°C and the salinity 35°/oo (DE PALMA 1970).

Periconia abyssa Kohlm. sp. nov.

Hyphis 3-6 µm diam., septatis, dilute brunneis, in superficie ligni; aliquis hyphis simplicibus erectis; cellulis conidiogenis 5 µm diam., monoblasticis, cylindricis ad clavatis, semimacronematicis, hyalinis ad dilute brunneis; conidiis 16-20 µm diam., globosis ad subglobosis, solitariis vel catenatis, leptodermaticis, laevibus, dilute brunneis, poris inter conidia contigua; saepe cumulatis in superficie ligni; substratum : lignum; distributio : Oceanus Atlanticus, solum maris.

Periconia abyssa Kohlm. sp. nov.

Hyphae 3-6 µm diam., septate, light brown, on the surface of the wood; some unbranched hyphae perpendicular to the surface. Conidiogenous cells 5 µm diam., monoblastic, cylindrical to clavate, semimacronematous, hyaline to light brown (Pl. V, fig. 27-29). Conidia 16-20 µm diam., globose to subglobose, single or catenate, thin-walled, smooth, light brown, with pores between adjoining cells (Pl. V, fig. 27-29); often forming clumps on the wood surface. Substrate : Wood. Range : Atlantic Ocean, deep sea (5315 m). Etymology : From the Greek, η αβυσσος = the abyss, and bottomless, in reference to the deep-sea occurence of the species.

Material examined : Formalin-preserved wood, riddled by mollusk borers (*Xylophaga* sp.?), collected by Agassiz Trawl in 5315 m on 14 mar. 1966, R. V. «Meteor» station 30, Iberian deep sea (42°49.8'N/14°14.8'W; 42°42.4' N/14°24.3'W; see THIEL 1972); leg. H. THIEL, Herb. J. K. n° 3811, slides 1 and 2 (HOLOTYPE NY), in formalin, and slides 3 and 4 (ISOTYPE IMS); alcohol-preserved wood with *Oceanitis scuticella* (see above), collected by trawl in 3975 m, R. V. «Jean Charcot», cruise WALDA (Centre Océanologique de Bretagne, France), station N° 017, Gulf of Angola (14°31'S/9°46'E), sample CY12, Herb. J.K. 2971c, slides 1-3 (PARATYPE PC), slides 4-6 (PARATYPE IMS).

The new species is similar to *Periconia prolifica* Anast. (imperfect state of *Halosphaeria cucullata* (Kohlm.) Kohlm.), but differs from the littoral species by larger conidia which in *P. prolifica* rarely exceed 13 µm. Keys in ELLIS (1971) and BARRON (1968) lead to *Periconia* and the generic description in ELLIS (1971) fits *P. abyssa*. As the material has been collected twice by trawling

Source : MNHN, Paris

on the bottom of the ocean it cannot be determined with certainty if the fungus has developed in the particular locations and depths, but the traces of wood-boring mollusks indicate that *P. abyssa* is definitely marine.

Hyphomycetes, Ignotus

Conidia 76-90 X 44-56 µm, ellipsoidal, ovoid or fusiform, muriform, strongly constricted at the septa, black, with a small light-colored basal cell connected to a hyaline hypha, mostly formed in vessels in the surface of the wood (Pl. V, fig. 30). Material examined: See collection of the Galathea Expedition under «Ascomycetes, Ignotus».

This new species cannot be fully described and named because of insufficient material. It is similar to representatives of *Monodictys*.

DISCUSSION

The origin and taxonomic relationships of deep-sea fungi are difficult to assess because of the small number of known species. The two Ascomycetes described in this paper are probably archaic because marine fungi with thin-walled asci and hyaline ascospores can be considered ancestral in contrast to species with bitunicate asci and dark ascospores (KOHLMEYER 1974, 1975). However, *Bathyascus vermisporus* and *Oceanitis scuticella* are probably not as old, phylogenetically, as are fungal parasites on algae (KOHLMEYER 1975) because both species live on wood, a latecomer to the marine environment. The origin of the three Deuteromycetes described here cannot be determined until perfect states become known.

All the material examined was preserved and no indigenous Ascomycetes and Deuteromycetes from the deep sea have been cultured so far. Therefore, it remains unknown if higher fungi of deep waters are adapted in any way to the environmental conditions of high pressures, constant darkness and low temperatures. The deep-sea mycota is different from shallow water species and it is likely that deep-water fungi are psychrophilic and barophilic. Slow bacterial transformation rates of organic material in the deep sea have been observed (JANNASCH & WIRSEN 1973), and also fungal growth appears to be slow. Test panels submerged for 13 months at 2073 m contained hyphae but no fructifications, whereas panels from the same site but submerged for two and three years at 1720 and 1616 m, respectively, bore ascocarps and more plentiful mycelia (KOHLMEYER 1969). Eighteen samples of deep-sea wood and other plant specimens supplied by the Centre National de Tri d'Océanographie Biologique contained fungal mycelia but no reproductive structures (KOHLMEYER, unpublished). The negative results of searches for fungal fructifications on these and other specimens from the deep sea appear to indicate that the time for development of fruiting bodies is very long and that rapidly

Source : MNHN, Paris

growing wood-boring animals (KNUDSEN 1961, TURNER 1973) destroy the substrates before the fungi can reproduce. Possibly, fruiting of marine fungi in the deep sea occurs mostly on small wood fragments which are left over after attack by boring mollusks (TURNER 1973, fig. 2c). Such small pieces might escape collecting during trawling.

Wood is irregularly distributed in the deep sea and occurs in constantly shifting «islands» (TURNER 1973). Therefore, the chance of wood newly deposited on the bottom of the ocean to become attacked by fungi varies, depending on the distance of mature, spore- or conidia-producing fungi. *Bathyascus vermisporus* was collected two times at different depths and locations, although in the same general area off the California coast. Also *Periconia abyssa* occured in two collections, both from the Atlantic Ocean. It appears that fungal propagules must be common in the deep sea because all wood specimens examined by me were attacked by fungi, unless a low oxygen content of the habitat impeded fungal growth (KOHLMEYER 1969).

The role of fungi as decomposers in shallow water is well known and, besides bacteria, cellulolytic fungi appear to be important links in the deep-sea ecosystem (KOHLMEYER 1969), although the fungi are often neglected in discussions of food sources (e. g. BRUUN 1957). More than half the globe is occupied by the abyss (BRUUN 1957) but almost all marine mycological research has concentrated on littoral and sublittoral zones. The need for more mycological studies in the deep sea is obvious and participants in deep-sea expeditions are urged to collect remnants of terrestrial plants in order to obtain fungi grown in situ.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supporred by Grants GB27265 and EMS74-18539 from the U.S. National Seienee Foundarion. Thanks are due to the following persons and organizations for supplying deep-sea material for examination: MM. LAUBIER and M. SEGONZAC (Centre National de Tri d'Océanographie Biologique, Brest), J. R. DE PALMA (U. S. Naval Oceanographie Office, Washington, D.C.), J. S. MURAOKA (U. S. Naval Civil Engineering Laboratory, Port Hueneme, Calif.), J. KNUDSEN (Universitetets Zoologiske Museum, Kobenhavn). Part of the material analyzed in this study has been sorted by the Centre National de Tri d'Océanographie Biologique. I am grareful indeed to Drs. H. THIEL (University of Hamburg) and R. D. TURNER (Harvard University, Cambridge, Mass.) for kiud hospitality during visits to their laboratories. I thank Dr. R. V. GESSNER for reading the manuscript. Drs. M. HALE (Smithsonian Institution, Washington, D. C.) and J. KNUDSEN gave valuable advice and Mrs. Erika KOHLMEYER assisred in the investigarions.

Source : MNHN, Paris

LITERATURE

BARRON G. L., 1968 — The genera of Hyphomycetes from soil. Williams and Wilkins Co., Baltimore, 364 p.

BRUUN A. F., 1957 — Deep sea and abyssal depths. In : Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. I. Ecology. *Geol. Soc. Am. Mem.* 67 : 641-672.

DE PALMA J. R., 1970 — A study of deep-ocean fouling. *Proc. 2nd International Congress on Marine Corrosion and Fouling*, pp. 595-600.

ELLIS M. B., 1971 — Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England, 608 p.

GAERTNER A., 1968 — Niedere, mit Pollen köderbare marine Pilze diesseits und jenseits des Island-Färöer-Rückens im Oberflächenwasser und im Sediment. *Veröff. Inst. Meeresforsch., Bremerhaven*, 11 : 65-82.

HOEHNK W., 1961 — A further contribution to the oceanic mycology. *Rapp. et Proc.-Verb. Conseil Int. Explor. de la Mer* 149 : 202-208.

HUGHES S. J., 1951 — Studies on micro-fungi. VII. *Allescheriella crocea, Oidium simile*, and *Pellicularia pruinata*. *Mycol. Pap. C.M.I.* 41 : 1-17.

JANNASCH H. W. & WIRSEN C. O., 1973 — Deep-sea microorganisms : in situ response to nutrient enrichment. *Science* 180 : 641-643.

JONES E. B. G. & LE CAMPION-ALSUMARD T., 1970 — The biodeterioration of polyurethane by marine fungi. *Int. Biodetn. Bull.* 6 : 119-124.

JONES E. B. G. & LE CAMPION-ALSUMARD T., 1970 — Marine fungi on polyurethane covered plates submerged in the sea. *Nova Hedwigia* 19 : 567-582.

KNUDSEN J., 1961 — The bathyal and abyssal *Xylophaga* (Pholadidae, Bivalvia). *Galathea Report* 5 : 163-209.

KOHLMEYER J., 1968 — The first Ascomycete from the deep sea. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 84 : 239-241.

KOHLMEYER J., 1969 — Deterioration of wood by marine fungi in the deep sea. In : Materials Performance and the deep sea, *ASTM STP 445, Amer. Soc. Testing and Materials* : 20-29.

KOHLMEYER J., 1970 — Ein neuer Ascomycet auf Hydrozoen im Südatlantik. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 83 : 505-509.

KOHLMEYER J., 1972 — A revision of Halosphaeriaceae. *Canad. J. Bot.* 50 : 1951-1963.

KOHLMEYER J., 1974 — On the definition and taxonomy of higher marine fungi. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, Supplement 5 : 263-286.

KOHLMEYER J., 1975 — New clues to the possible origin of Ascomycetes. *Bio Science* 25 : 86-93.

KOHLMEYER J. & KOHLMEYER E., 1964-1969 — Icones fungorum maris. J. Cramer, publisher, Weinheim/Lehre, Vol. I, fasc. 1-7, tab. 1-90.

KOHLMEYER J. & KOHLMEYER E., 1966 — On the life history of marine Ascomycetes : *Halosphaeria mediosetigera* and *H. circumvestita*. *Nova Hedwigia* 12 : 189-202.

KOHLMEYER J. & KOHLMEYER E., 1971 — Synoptic plates of higher marine fungi. An identification guide for the marine environment. Third revised and enlarged edition, J. Cramer, publisher, Lehre. 1-87.

MUELLER E. & von ARX J. A., 1973 — Pyrenomycetes : Meliolales, Coronophorales, Sphaeriales. 87-132. In : AINSWORTH G. C., SPARROW F. K. & SUSSMAN A. S., The Fungi, vol. IV A : A taxonomic review with keys : Ascomycetes and Fungi Imperfecti. Academic Press, New York and London, i-xviii : 1-621.

Source : MNHN, Paris

MURAOKA J.S., 1966 a. — Deep-ocean biodeterioration of materials. - Part III. Three years at 5,300 feet. *Tech. Rept.* R428. U. S. Naval Civil Engineering Lab., Port Hueneme, Calif. : I-IV : 1-47.

MURAOKA J.S., 1966 b — Deep-ocean biodeterioration of materials. - Part V. Two years at 5,640 feet. *Tech. Rept.* R495. U. S. Naval Civil Engineering Lab., Port Hueneme, Calif. : I-IV : 1-46.

ROGERSON C.T., 1970 — The hypocrealean fungi (Ascomycetes, Hypocreales). *Mycologia* 62 : 865-910.

ROTH F.J. Jr., ORPURT P.A. & AHEARN D.G., 1964 — Occurence and distribution of fungi in a subtropical marine environment. *Canad. J. Bot.* 42 : 375-383.

THIEL H., 1972 — Meiofauna und Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Iberischen Tiefseebeckens. *«Meteor» Forsch.-Erg.* D, No. 12, 36-51.

TURNER R.D., 1965 — Some results of deep water testing. *Ann. Rep. Amer. Malacol. Union* : 9-11.

TURNER R.D., 1966 — Implications of recent research in the Teredinidae. Holz u. Organismen, Beih. 1 zu *«Material u. Organismen»* : 437-446.

TURNER R.D., 1967 — The Xylophagainae and Teredinidae - a study in contrasts. *Ann. Rep. Amer. Malacol. Union* : 46-48.

TURNER R.D., 1972 — *Xyloredo*, a new teredinid-like abyssal wood-borer (Mollusca, Pholadidae, Xylophagainae). *Breviora* 397 : 1-19.

TURNER R.D., 1973 — Wood-boring bivalves, opportunistic species in the deep sea. *Science* 180 : 1377-1379.

WOLFF T., 1970 — The concept of the hadal or ultra-abyssal fauna. *Deep-sea Research* 17 : 983-1003.

Source : MNHN, Paris

STRUCTURE ET SIGNIFICATION DU COL DES PHIALIDES

par M. F. ROQUEBERT *

RÉSUMÉ. — Le mécanisme de formation de l'épaississement pariétal au niveau du col des phialides d'*A. tamarii* est analysé. Il ressort que l'individualisation de chaque conidie par cloisonnement de type hyphal, entraîne le clivage longitudinal de la paroi de la cellule sporogène et la formation de strates successives concentriques, à l'intérieur du col.

SUMMARY. — The enlargement of the wall of the phialide neck is studied. It seems that every conidium is individualised by an hyphal type septum with lateral splitting of the sporogenous cell wall. So, concentric strata are, one by one, laid into the neck.

Depuis qu'elle a été définie par VUILLEMIN en 1910, la notion de phialide a sensiblement évolué. Mais, par delà les différences de morphologie, de disposition conidienne et d'autres caractères biologiques variables, un certain nombre de constantes apparaissent dans sa description.

L'épaississement pariétal qu'on observe généralement en microscopie optique au niveau du col des phialides, (à l'exception des phialides des genres *Chalara*, *Thielaviopsis*, dont le mode de conidiogenèse reste à préciser), pourrait ainsi constituer un critère complémentaire pour caractériser ce type de cellule sporogène. Nous avons donc cherché à expliquer la formation de cet épaulement qui n'est pas une structure préexistante de la cellule sporogène mais s'établit au fur et à mesure de son fonctionnement, son épaisseur croissant avec l'âge de la phialide; la quasi totalité des travaux réalisés en microscopie électronique ont révélé sa structure lamellaire (CAMPBELL 1972; HAMMILL 1974; ROQUEBERT 1973; CARROLL 1974 et HARVEY 1974).

MATÉRIEL

Nous avons choisi pour matériel un micromycète phialidé : *Aspergillus tamarii* Kita, qui forme des conidies en chaînes cohérentes en un temps de culture assez bref. A partir d'un stade très jeune et non fonctionnel, sans épaississement

* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. — L. A. n° 257 (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

au niveau du col de la phialide, nous avons suivi les diverses étapes qui conduisent à cette modification pariétale et cherché à en élucider le mécanisme.

Après fixation et inclusion selon la technique antérieurement exposée (ROQUEBERT 1973), nous avons appliqué concurrement deux techniques de coloration : Acétate d'Uranyle-Citrate de Plomb (Méthode de Reynolds) destinée à contraster les coupes, et la méthode de Thiery destinée à mettre en évidence les composants polysaccharidiques pariétaux de la cellule sporogène et de la conidie.

RÉSULTATS

Comme celle des hyphes, la paroi d'une phialide est formée d'une pellicule externe A, mince, particulièrement dense aux électrons, prolongée vers l'intérieur par une zone de densité décroissante B, suivie d'une aire pariétale C transparente aux électrons, apparemment homogène et contigüe au plasmalemme (Pl. I, fig. A). La couche B réagit au test de Thiery, ce qui laisse présumer de sa composition plus spécialement polysaccharidique. Ces couches peuvent sans aucun doute être considérées comme les stades successifs plus ou moins jeunes d'une paroi en évolution.

Lors de la formation de la première ébauche sporale, on remarque, en position sub apicale, un léger épaississement de la couche C qui semble se dédoubler vers le sommet (Pl. I, fig. A), la partie la plus interne restant appliquée au bourgeon sporal en croissance; la pellicule A et la couche B sont rompues tandis que la couche externe de C se désagrège dans la partie sommitale (Pl. I, fig. A et B). Bien que les documents soient encore insuffisamment nombreux pour étayer d'une façon définitive ces observations, il apparaît que, chez *A. tamarii*, le mécanisme de formation de la première conidie est assimilable à un bourgeonnement, tel qu'il a été observé et décrit chez divers champignons (BORDER & TRINCI 1970).

L'apex de la cellule sporogène est ici riche en vésicules (Pl. I, fig. A et B) cytoplasmiques qui témoignent d'une intense activité enzymatique. De tels organites ont été mis en évidence à l'apex de filaments en croissance par GROVE et al. (1970), BRACKER (1967), FEVRE (1976) ou au site de germination des spores (MARCHANT 1966), (FLORANCE et al. 1972). En raison de leur localisation, on leur attribue un rôle dans la synthèse des parois mais le mode exact de leur fonctionnement reste encore en grande partie inconnu.

A ce stade, on n'observe pas de néoformation dans la paroi sporale d'*Aspergillus tamarii*, comme il en a été décrit chez d'autres types de phialidés (*Phialocephala dimorphospora, Trichoderma saturnisporum, Phialophora richardsiae*). Le bourgeon s'accroit donc en un court filament, assimilable à un filament germinatif sans paroi néoformée (BORDER & TRINCI, 1970). L'individualisation de la conidie se manifeste par une cloison qui la sépare de la cellule sporogène, à un niveau dorénavant fixé.

Source : MNHN, Paris

Comme dans le cas d'un filament végétatif (MOORE 1965), la formation du septum, souvent précédée par l'apparition de deux corps lomasomoïdes opposés, débute par une invagination centripète du plasmalemme et de la couche pariétale qui lui est attenante (C) (Pl. I, fig. C). Au fur et à mesure de sa progression vers le centre, cette formation en forme de coin se différencie; deux liserés sombres, fortement réactifs au test de Thiery, délimitent une zone médiane plus claire qui s'élargit au contact des parois latérales en une sorte de triangle dont la base s'insinue dans l'épaisseur de la couche C (Pl. II, fig. A). Celle-ci se trouve ainsi clivée en une strate externe C 1 continue de la phialide à la spore et une interne C 2 composée de deux parties contigües qui s'écartent simultanément de C 1 et s'appliquent au plasmalemme des deux territoires cytoplasmiques nouvellement délimités. Cette cloison est percée d'un pore longtemps persistant où nous n'avons pas observé de corps de Woronin.

Jusqu'ici le mode de cloisonnement entre la cellule sporogène et la conidie apparaît tout à fait comparable à celui que l'on rencontre dans les hyphes végétatives (Pl. IV, fig. C). La description que donne CHADEFAUD (1969) des différents constituants de la paroi fongique et du septum en général peut fort bien s'appliquer aux divers éléments que nous venons de décrire : à la vagina tubuleuse reconnue par l'auteur, pourrait correspondre notre couche C 1, tandis que, dans les limites de cette vagina, la locula de chaque cellule serait équivalente à la couche que nous avons appelé C 2. Au niveau du septum enfin, la «mince lame interloculaire transversale dont la marge épaissie forme un anneau interloculaire, lui-même ancré dans le mur annulaire (quand celui-ci existe) ou dans la vagina» caractérise fort bien la partie médiane du septum que nous avons observé.

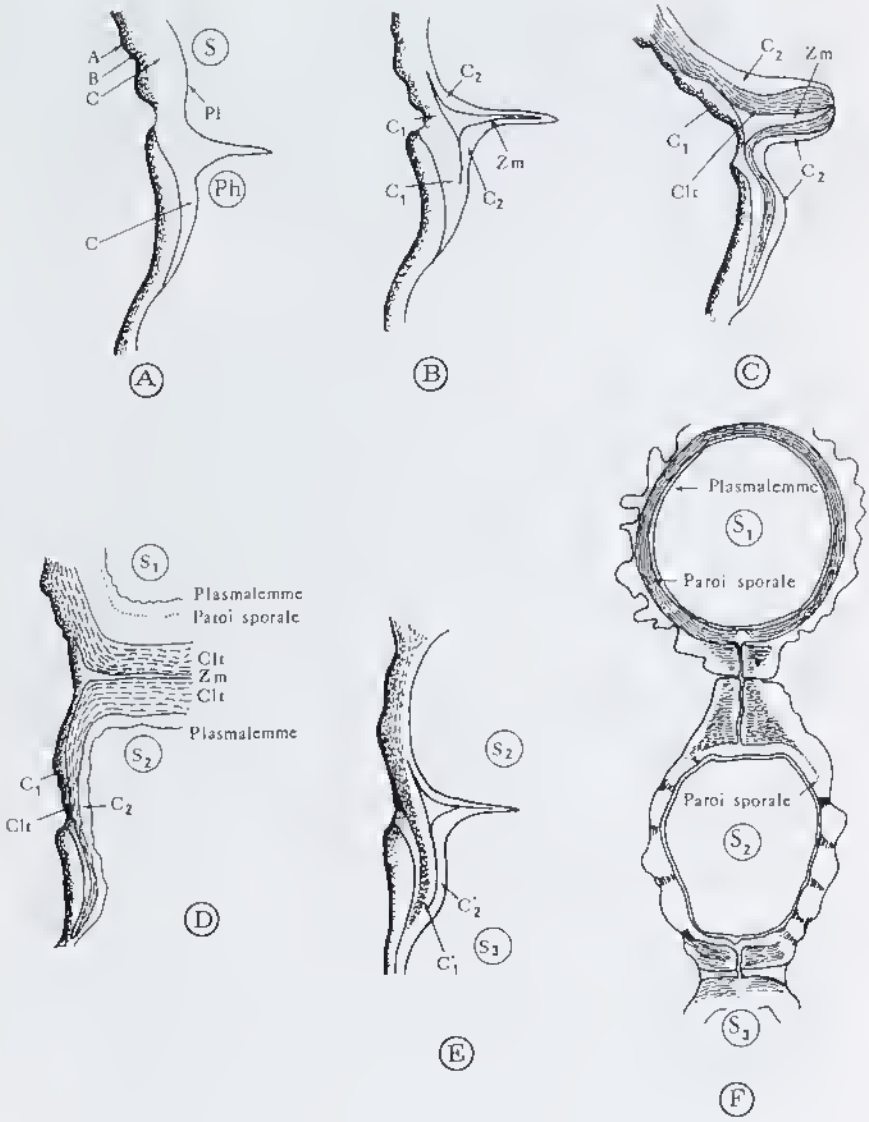
Il semble donc qu'à ce stade, la spore d'*Aspergillus tamarii* soit encore assimilable à un simple fragment de mycélium végétatif. La différenciation simultanée des composants septaux et de la paroi sporale ne s'effectue que plus tard et se poursuit dans la chaîne conidienne, bien au-delà de la cellule sporogène (ROQUEBERT 1973, FLETCHER 1971).

Au niveau du septum, elle débute par l'élaboration, de façon symétrique, d'une épaisse couche lamellaire (Clt) de part et d'autre de la zone médiane claire (Zm) (Pl. II, fig. B et pl. IV, fig. A). Cette couche est constituée de granules fortement réactifs au test de Thiery, donc de nature essentiellement polysaccharidique, alignés et disposés en fibres parallèles à la surface de la spore.

Cette formation s'étend, d'une part vers la spore dont elle formera la couche pariétale moyenne, et d'autre part vers le bourgeon qu'elle coiffe puis recouvre au fur et à mesure de sa croissance. Latéralement, l'extension de la couche lamellaire repousse la couche externe continue C 1 qui se confondra avec la couche B d'origine; l'ensemble est limité par une pellicule externe reconstituée. A l'intérieur de cette gaine, les territoires cytoplasmiques sporaux et phialidiques sont délimités par la couche C 2 appliquée au plasmalemme (Pl. III).

La différenciation de cette couche lamellaire, qui n'est que transitoire dans l'élaboration de la paroi sporale (ROQUEBERT 1973, FLETCHER 1976),

Source : MNHN, Paris



Aspergillus tamarii. — Représentation schématique des phénomènes pariétaux de la conidiogenèse et de la formation de l'épaississement au niveau du col de la phialide.

A) Début de formation du septum entre la phialide (Ph) et la spore (S), par invagination de la couche C et du plasmalemme (Pl), les couches externes A et B ne participant pas à cette production.

Source : MNHN, Paris

entraîne un épaississement considérable des parois intéressées et du septum. Celui-ci reste traversé d'une zone de clivage très fine toujours limitée à la périphérie par les triangles que nous avons décrits plus haut.

Sous la poussée du cytoplasme de la cellule sporogène, cet ensemble, qui constitue la nouvelle ébauche conidienne est porté vers l'extérieur du col de la phialide. Comme la précédente, sa paroi est formée d'une pellicule externe A, d'une couche B (C1 + B d'origine) et d'une couche C2 qui ne représente que la partie la plus interne de la couche C originelle (Pl. III). Lorsque la conidie sera à son tour individualisée par une cloison, il en résultera un nouveau clivage de la couche C2. Les cloisonnements successifs se faisant toujours au même niveau du col de la phialide, chacun d'eux entraîne une nouvelle strate résiduelle issue de la couche C. A l'intérieur du col de la phialide, les structures sont maintenues par une paroi préexistante qui limite les possibilités d'extension pariétale. Il en résulte une superposition latérale de strate plus ou moins marquées progressant vers l'extérieur de l'orifice au fur et à mesure que s'accroit le nombre des conidies formées (Pl. IV, fig. B). En dessous de l'épaississement circulaire et quelle que soit son importance, on observe très nettement la communauté d'origine des couches C 2 et C.

DISCUSSION

Des résultats exposés ici, il ressort que la conidiogenèse se réalise selon deux modes successifs :

— La première spore se forme à partir d'un élément cellulaire qui bourgeonne à son apex selon un mécanisme dont les phases pariétales sont comparables à celles de la germination des conidies sans néoformation. Un bourgeon cytoplasmique, coiffé de la couche la plus interne de la paroi de la phialide traverse l'enveloppe externe qui apparaît interrompue par la suite et repoussée de part et d'autre du jeune filament mycélien. L'absence de différenciation

B) Formation d'un sillon central (Zm : Zone médiane) et d'une zone triangulaire périphérique entraînant le clivage longitudinal de la couche C en C1 externe, continue de la phialide à la spore, et C2 interne, au contact du plasmalemme.

C) Différenciation, dans ce septum de type hyphal, d'une couche lamellaire Cl, propre à la paroi conidienne; l'épaississement au niveau du col se trouve ainsi accru d'une nouvelle couche.

D) Accroissement du bourgeon cytoplasmique qui pousse le septum hors du col de la phialide. La paroi du primordium S 1 commence à se différencier.

E) Individualisation d'un nouveau primordium S3 par la formation d'une cloison du même type que la précédente. Il y a de nouveau clivage de C2 et apposition d'une nouvelle strate au niveau du col.

F) Les conidies successivement émises se trouvent alignées à l'intérieur d'une gaine commune formée par les restes des couches C, B et A. Les pores septaux persistent dans cette chaîne où la maturation des parois conidiennes s'effectue de façon basipète.

Source : MNHN, Paris

de paroi sporale précoce chez *A. tamarii* et autres phialidés de comportement analogue, explique sans doute la difficulté d'observation de ce mécanisme, au demeurant très rapide; mais l'ensemble des documents obtenus à ce jour autorisent une interprétation dans ce sens (TRINCI et al. 1968, FLETCHER 1976).

— A partir du filament germinatif ainsi formé, la conidiogenèse se poursuit selon une modalité comparable au cloisonnement d'un filament végétatif: chaque primordium conidien s'individualise par la formation, à partir de la couche pariétale interne C, d'une cloison à trois couches dont les composants sont symétriques par rapport à une zone intercalaire commune, se prolongeant latéralement par deux disques interloculaires de section triangulaire (BRENNER & CARROLL 1968, BRACKER 1967). Cette cloison est percée d'un pore longtemps persistant, autorisant une communication cytoplasmique prolongée entre la cellule sporogène et la conidie d'abord, puis entre les conidies elles-mêmes le long de la chaîne. Dans les premiers stades de son développement au moins, la chaîne des conidies est donc assimilable à une hyphe dont la paroi commune contient des territoires cytoplasmiques juxtaposés communiquant les uns avec les autres (Pl. III). La différenciation pariétale propre à chacun de ces territoires sporaux ne s'effectue que plus tardivement. Nous rejoignons par là la conception de COLE (1976) selon laquelle les phialoconidies sont de formation holoblastique, conception en contradiction apparente avec les théories proposées jusqu'à ce jour (SUBRAMANIAN 1965, KENDRICK 1971). Cependant, l'élaboration des parois figurée par cet auteur ne correspond pas à nos observations. Dans l'interprétation schématique qu'il donne du phénomène, l'apposition d'une nouvelle strate au niveau du col semble précéder la formation du septum tandis que pour nous, elle résulte d'un clivage longitudinal consécutif à la formation de la cloison et à la poussée axiale due au fonctionnement du méristème endogène. La nouvelle couche interne conserve la possibilité de se dédoubler si elle est impliquée, à son tour, dans un processus de cloisonnement. Cette dernière propriété a été également mise en évidence par BELLEMERE (1975) dans la formation successive des cloisons primaire, puis secondaire des ascospores dictyosporées de certains Discomycètes. On peut considérer que l'extension de C2 est due à des apports de matériaux et d'enzymes venus du cytoplasme et la fréquence des vésicules et des digitations du plasmalemme observées aux lieux de synthèse de cette couche peut étayer cette hypothèse.

En outre, la polymérisation des constituants pariétaux se faisant graduellement de l'extérieur vers l'intérieur de la paroi, selon un plan approximativement parallèle au plasmalemme, nous pourrions suggérer l'existence d'une zone limite de plasticité (limite C1-C2) en deça de laquelle la différenciation pariétale est encore possible et permet le développement préférentiel de C2. Quel que soit le mécanisme qui permet l'extension de C2, il est remarquable que, dans le cas des phialides, il se déclenche toujours au même niveau de la cellule sporogène. A bien des égards, ce point est tout à fait caractéristique des phialides car :

Source : MNHN, Paris

- il en détermine la longueur, et ce fait reste fondamental pour la définition de ce type de cellule sporogène.

- il cause la formation de l'épaississement pariétal lamellaire au niveau du col, caractère qui apparaît dans tous les types de phialides décrits : par FLETCHER pour les conidies en chaîne (*Penicillium-Aspergillus*), par HAMMILL, CARROLL & CAMPBELL pour les conidies en tête de *Trichoderma*, *Phialocephala* et *Stachybotrys*.

Cependant, dans le genre *Sibirina* dont les «phialides» donnent une spore unique, GAMS (1973) observe un épaississement au niveau du col qui ne peut s'expliquer par le mécanisme que nous venons d'exposer. Seule l'analyse fine d'une telle structure permettrait de tirer au clair cette contradiction apparente.

- il distingue ce type de cellules sporogènes des annélides. En effet, on admet dans le fonctionnement de la cellule conidiogène annelée que le cloisonnement et le clivage successifs de la couche C, se font à des niveaux différents; ainsi, les strates externes de cette couche, non impliquées dans la formation du septum, se trouvent réparties sur toute la hauteur de la partie sporogène de la cellule et il n'en résulte pas d'épaississement notable de la paroi du col. Ces différentes couches emboîtées les unes dans les autres sont souvent visibles sur les documents obtenus en microscopie électronique (HAMMILL 1973). A la libération de chaque spore, la couche C se rompt et les cicatrices circulaires superposées sont décelables sur la partie fertile de l'annélide.

L'analogie entre la chaîne de spores d'*A. tamarii* et un filament mycélien en croissance trouve sa confirmation dans l'observation des anomalies de la conidiation qui apparaissent spontanément chez certaines souches de cette espèce; plutôt que de produire une chaîne de conidies, quelques phialides d'une tête aspergillaire peuvent s'allonger en un filament indifférencié (NICOT 1976). Un tel phénomène est commun chez les *Aspergillus* du groupe *glaucus* en particulier. L'analyse de la conidiogenèse chez *A. tamarii* nous conduit enfin à rapprocher les phialospores de ce champignon des «meristem-arthroconidia» décrites par HUGHES (1953). Dans ce groupe auquel appartiennent, par exemple, les formes conidiennes des Erysiphales, un conidiophore peu différencié produit une chaîne basipète de spores à partir d'une zone méristématique fixe, intégrée au filament conidiogène. Notre champignon diffère des espèces de ce groupe par la présence d'une cellule conidiogène nettement distincte, et par le mode de différenciation de la première spore; mais les mécanismes de formation des chaînes de conidies apparaissent tout à fait comparables; le manque de documents précis concernant le fonctionnement de ce méristème apical et de l'individualisation des conidies ne permet pas toutefois de conclure.

Nous ne saurions manquer enfin de comparer notre champignon à deux organismes de comportement assez particulier : *Spegazzinia thessarthra* et *Wallemia ichtyophaga*. Le premier forme une conidie solitaire (holoblastique?) qui se trouve portée hors de la cellule sporogène, rompue par suite de la croissance basauxique d'un filament dont la paroi semble issue de la couche interne de la cellule sporogène (ROQUEBERT, observation personnelle). On ne pourrait

Source : MNHN, Paris

qualifier de phialide cet élément conidiogène d'où ne s'individualisent qu'une conidie et le conidiophore qui lui est attaché, mais les mécanismes présentent une certaine similitude avec ceux d'*Aspergillus tamarii* : au sommet d'une cellule sporogène bien différenciée, un mode de fonctionnement propre à la première conidie suivi d'une repousse filamenteuse, différenciée ou non.

La sporogenèse chez *Wallemia ichtyophaga* représente une variation dans un autre sens, par rapport au type *A. tamarii* : une cellule sporogène, qualifiée de phialide, donne naissance à un primordium qui se différencie secondairement en conidie, par cloisonnement.

Enfin, la différenciation et le clivage tardifs des composants du septum conidien chez *A. tamarii* expliquent la cohésion durable des chaînes dans ce groupe de micromycètes. Par contre, lorsque la paroi sporale s'individualise rapidement dans le septum (*Trichoderma*) celui-ci subit une lyse immédiate et les conidies, précocement libérées s'agrègent en têtes. CAMPBELL, étudiant simultanément les genres *Stachybotrys* et *Memnoniella* qui ne se distinguent que par la disposition des conidies au sortir de la phialide, n'observe pas de différence structurale sensible entre les deux modes de conidiogenèse. Il arrive à la conclusion que la formation des courtes chaînes de *Memnoniella* est due au seul fait que le septum persiste un certain temps chez cet organisme tandis qu'il se clive dès le col de la phialide chez *Stachybotrys*.

CONCLUSION

L'analyse fine de la conidiogenèse chez *A. tamarii* et les rapprochements qu'elle nous conduit à faire avec d'autres types d'Hyphomycètes nous amène à suggérer que la formation des propagules repose sur deux mécanismes fondamentaux : germination et cloisonnement. Les innombrables possibilités de combinaison dans l'enchaînement de ces deux processus, y compris la suppression de l'un ou de l'autre, conduit à la grande diversité apparente de la conidiogenèse chez les micromycètes. Un équilibre génétiquement déterminé s'établit entre ces deux mécanismes au cours de la formation des conidies, équilibre qui peut être rompu dans certains cas de dystrophie (repousses phialidiques des *Aspergillus*) mais qui est caractéristique d'un type de conidiogenèse.

En dernière analyse, ces deux mécanismes reposent sur la possibilité de dédoublement de la paroi fondamentale, accompagné d'un accroissement préférentiel de la couche la plus proche du plasmalemme (C 2). Celle-ci devient l'enveloppe primaire de la cellule fille et donnera, à son tour, naissance à une couche interne formant la paroi de la conidie de troisième génération.

Dans le cas des spores d'*Alternaria* (CAMPBELL 1970), cette succession de couches se réalise de cellule en cellule espacées sur toute la longueur de la chaîne. Pour les phialides, elle est localisée en un point déterminé et les couches se superposent pour former l'épaississement caractéristique du col.

Source : MNHN, Paris

Nous pouvons supposer que la différenciation des conidies successives répond à une information génétique qui détermine le mécanisme conidiogène. Le facteur de multiplication serait, pour les chaînes à formation basipète (*A. tamarii*) localisé de façon stable dans la cellule sporogène tandis qu'il se transmettrait de conidie en conidie pour les chaînes de formation acropète.

L'existence d'une continuité cytoplasmique réalisée par les pores entre les éléments de la chaîne a été mise en évidence. Elle confirme le caractère hyphal de la chaîne et doit permettre la maturation lente des spores en conservant les apports cytoplasmiques en provenance de la cellule conidiogène.

Nous n'avons pas cru bon de reprendre la terminologie anglo-saxonne évoquant le caractère blastique ou thallique des conidies, en raison de la conjugaison des deux modes de conidiogenèse chez le même organisme, et du caractère dépendant des parois de la cellule sporogène et des conidies les unes par rapport aux autres.

Si les résultats exposés ici peuvent être généralisés, la phialide pourrait être assimilée à un élément reproducteur qui, par une germination caractéristique, donne naissance à un filament mycélien cloisonné. Seul, le remaniement pariétal secondaire des compartiments de l'hyphe détermine le caractère proprement conidien de cette formation.

Des observations et comparaisons que nous avons pu réaliser, il ressort enfin que la phialide au sens large, reste essentiellement caractérisée par l'existence d'un locus conidiogène fixe qui détermine la longueur de la cellule sporogène, cause de la formation des chaînes basipètes et l'épaississement pariétal lamellaire au niveau du col.

Nous tenons à remercier Mademoiselle E. BURY pour sa collaboration technique, Madame M. DUMONT et Mademoiselle B. DURAND pour l'illustration de cette publication.

Travail réalisé avec la participation financière du Laboratoire de Cryptogamie Ultrastructurale (E. P. H. E.).

BIBLIOGRAPHIE

BELLEMERE A., 1975 — Étude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes inoperculés et des Hysteriales. *Phys. Végét.* 13 : 393-406.

BORDER D.J. & TRINCI A.P.J., 1970 — Fine structure of the germination of *Aspergillus nidulans* conidia. *Tr. Br. Myc. Soc.* 54 : 143-152.

BRACKER C.E., 1967 — Ultrastructure of fungi. *Ann. Rev. Phytopath.* 5 : 343-374.

Source : MNHN, Paris

BRENNER D.M. & CARROLL G.C., 1968 — Fine structural correlates of growth in hyphae of *Ascodesmis sphaerospora*. *J. Bact.* 95 : 658-671.

BREWER J.G. & BOEREMA G.H., 1965 — Electron microscope observations on the development of pycnidiospores in *Phoma* and *Ascochyta*. *Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen*, Amsterdam, Proceedings, 68 : 86-97.

CAMPBELL R., 1970 — An electron microscope study of exogenously dormant spores, spore germination, hyphae and conidiophores of *Alternaria brassicicola*. *New Phytol.* 69 : 287-293.

CAMPBELL R., 1972 — Ultrastructure of conidium ontogeny in the Deuteromycete fungus : *Stachybotrys atra*. Cda. *New Phytologist* 71 : 1143-1149.

CAMPBELL R., 1975 — The ultrastructure of the formation of chains of conidia in *Memnoniella echinata*. *Mycologia* 4 : 760-769.

CARROLL G.C. & CARROLL F.E., 1974 — The fine structure of conidium development in *Phialocephala dimorphospora*. *Can. J. Bot.* 52 : 2119-2128.

CHADEFAUD M., 1969 — Une interprétation de la paroi des ascospores septées, notamment celles des *Aglaospora* et des *Pleospora*. *Bull. Soc. Myc.* 85 : 145-159.

COLE G.T., 1976 — Conidiogenesis in pathogenic hyphomycetes I. *Sporothrix*, *Exophiala*, *Geotrichum* and *Microsporum*. *Sabouraudia* 14 : 81-98.

FEVRE M., 1976 — Recherches sur le déterminisme de la morphogenèse hyphale. Thèse Fac. Sci. Univ. Lyon I.

FLETCHER J., 1971 — Conidium ontogeny in *Penicillium*. *J. Gen. Microbiol.* 67 : 207-214.

FLETCHER J., 1976 — Electron microscopy of genesis, maturation and wall structure of conidia of *Aspergillus terreus*. *Tr. Br. Myc. Soc.* 66 : 27-34.

FLORANCE E.R., DENISON W.C. & ALLEN T.C., 1972 — Ultrastructure of dormant and germinating conidia of *Aspergillus nidulans*. *Mycologia* 64 : 115-123.

GAMS W., 1973 — Phialides with solitary conidia. *Persoonia* 7 : 161-169.

GROVE S.N. & BRACKER C.E., 1970 — Protoplasmic organization of hyphal tips among fungi : vesicles and Spitzenkörper. *J. Bacter.* 104 : 989-1009.

HAMMILL T., 1972 — Electron microscopy of phialoconidiogenesis in *Metarrhizium anisopliae*. *Amer. J. Bot.* 59 : 317-326.

HAMMILL T., 1973 — Fine structure of annellophores V. *Spilocea pomi*. *Tr. Brit. Myc. Soc.* 60 : 65-68.

HAMMILL T., 1974 — Electron microscopy of phialides and conidiogenesis in *Trichoderma saturnisporum*. *Amer. J. Bot.* 61 : 15-24.

HARVEY I.C., 1974 — Light and electron microscope observations of conidiogenesis in *Pleiocheta setosa* (Kirchn.) Hughes. *Protoplasma* 82 : 203-221.

HAWKER L.E., 1966 — Germination : morphological and anatomical changes : «The fungus spores». Colston Pap. 18, Butterworths, London.

HUGHES S.J., 1953 — Conidiophores, conidia and classification. *Can. J. Bot.* 31 : 577-659.

KENDRICK W.B., 1971 — Taxonomy of fungi imperfecti. Univ. Toronto Press.

MARCHANT R., 1966 — Fine structure and spore germination in *Fusarium culmorum*. *Ann. Bot.* N.S., 30 : 441.

MARCHANT R., PEAT A. & BANBURY G.H., 1967 — The ultrastructural basis of hyphal growth. *New Phytol.* 66 : 623-628.

MOORE R.T., 1965 — The ultrastructure of fungal cells. The Fungi I : 95-118 in AINSWORTH G.C. & SUSSMAN A.S. Acad. Press, New York.

NICOT J., 1976 — A propos des anomalies de l'appareil conidien observées chez divers *Aspergillus*. *Bull. Soc. Fr. Myc. Med.* V.

Source : MNHN, Paris

ROQUEBERT M. F., 1973 — Modalité de la spotogenèse chez deux phialidés : *Aspergillus tamarii* Kita et *Stilbothamnium nudipes* Haum. *Rev. Myc.* 38 : 3-8.

SUBRAMANIAN C. V., 1965 — Spore types in the classification of the Hyphomycetes. *Mycopath. Mycol. Appl.* 26 : 373-384.

TRINCI A.P.J., PEAT A. & BANBURY G.H., 1968 — Fine structure in *Aspergillus giganteus* Wehmer. *Ann. Bot.* 32 : 241-249.

VUILLEMIN P., 1910 — Les conidiosporés. *Bull. Soc. Sci. Nancy* II : 129-172.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I.

Fig. A et B. — Formation de la première spore au sommet de la phialide avec rupture des couches externes a et b, et présence de nombreuses vésicules cytoplasmiques contre le plasmalemme de l'apex en croissance. Mitochondries (m) nombreuses dans cette zone. Fig. C. — Début de cloisonnement entre la phialide et une spore, par invagination de la couche C. (Coloration de THIERY). Échelle : 1 µm.

Planche II.

Fig. A. — Formation, dans la partie latérale du septum, d'une zone triangulaire délimitant la couche C 1, externe, continue, et les couches C 2 internes, appliquées au plasmalemme (Pl) des primordiums. La cloison est de type hyphal (voir Pl. IV, fig. C). (Coloration de THIERY). Échelle : 10 µm. Fig. B — Différenciation de la couche lamellaire transitoire (Clt) de part et d'autre de la zone médiane (Zm), correspondant au début de la formation de la paroi propre de la spore. (Coloration de THIERY). Échelle : 1 µm.

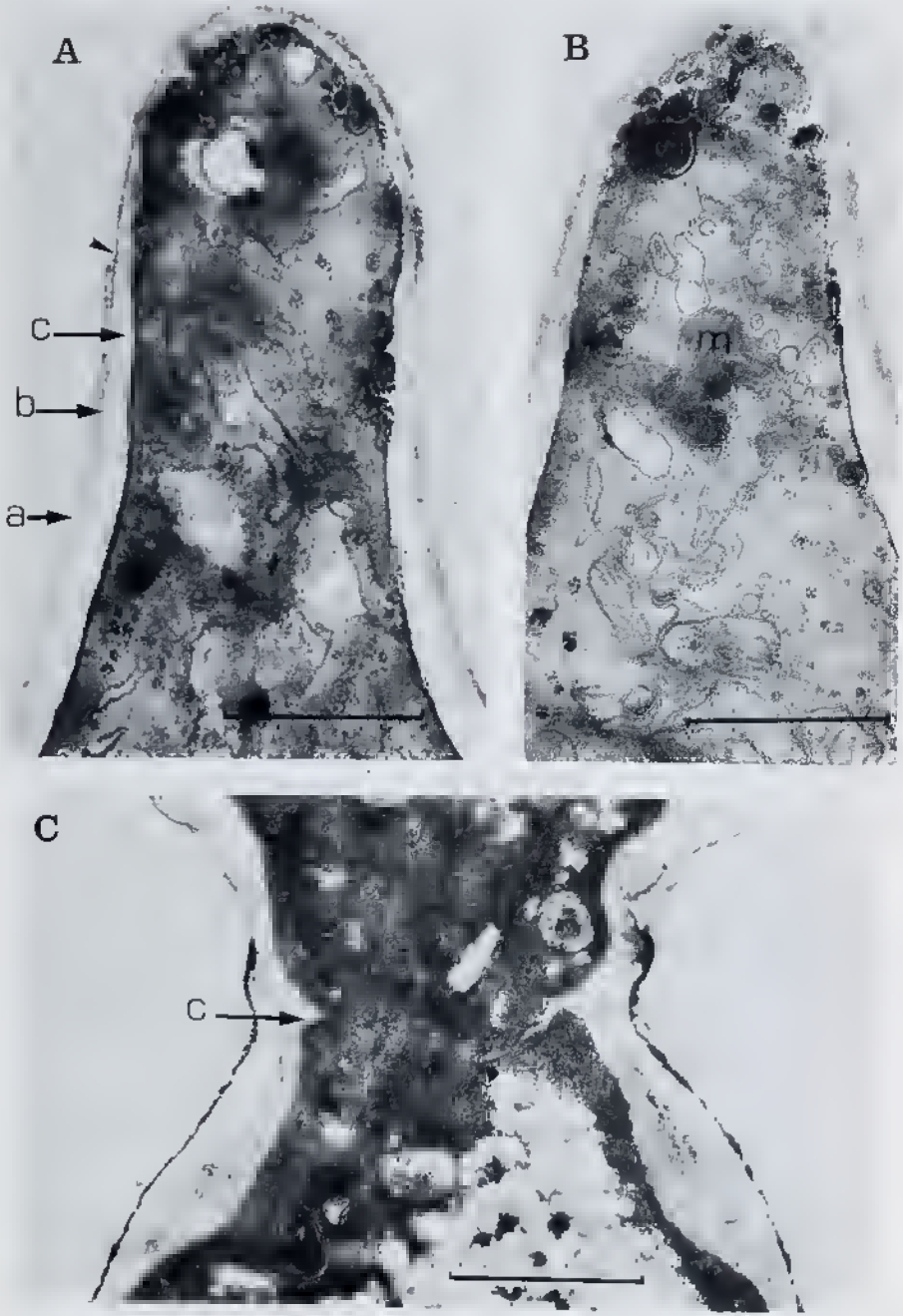
Planche III.

L'ensemble phialide-spore constitue un élément comparable à une hyphe mycélienne : la pellicule externe (a) et la couche (b) (= C 1 + b) sont continues de la cellule sporogène à la spore. (Les têtes de flèches soulignent la continuité de C 1). A l'intérieur de cette enveloppe commune se différencient les primordiums délimités par le plasmalemme, la couche C2 et la couche lamellaire transitoire (Clt) et séparés par une zone médiane (Zm) transparente aux électrons. Vers le sommet de la chaîne, la paroi sporale commence à se différencier (Psp). (Coloration de THIERY). Échelle : 1 µm.

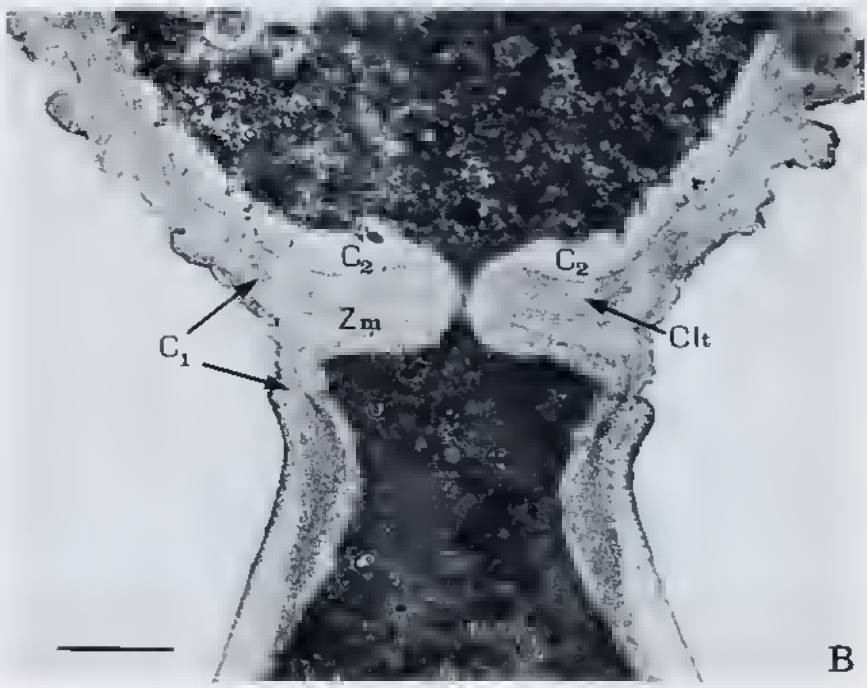
Planche IV.

Fig. A. — Cloison phialide-spore à un stade comparable à celui qui est figuré sur la Pl. II, fig. B. Cependant, l'épaississement pariétal au niveau du col est beaucoup plus important ce qui laisse supposer qu'un plus grand nombre de conidies a été formé. Noter l'aspect lamellaire de cet épaississement. (Coloration de THIERY). Échelle : 1 µm. Fig. B — Les quatre stries superposées dans l'épaisseur du col de cette phialide, nettement visibles sur le document, correspondent à la formation de quatre conidies successives. Échelle : 1 µm. Fig. C. — Détail d'un septum au niveau du mycélium végétatif où l'on retrouve, outre la pellicule externe a et la couche b, la couche C 1 continue et les couches internes C 2 appliquées au plasmalemme. Comparer avec la figure A de la planche II. (Coloration de THIERY). Échelle : 1 µm.

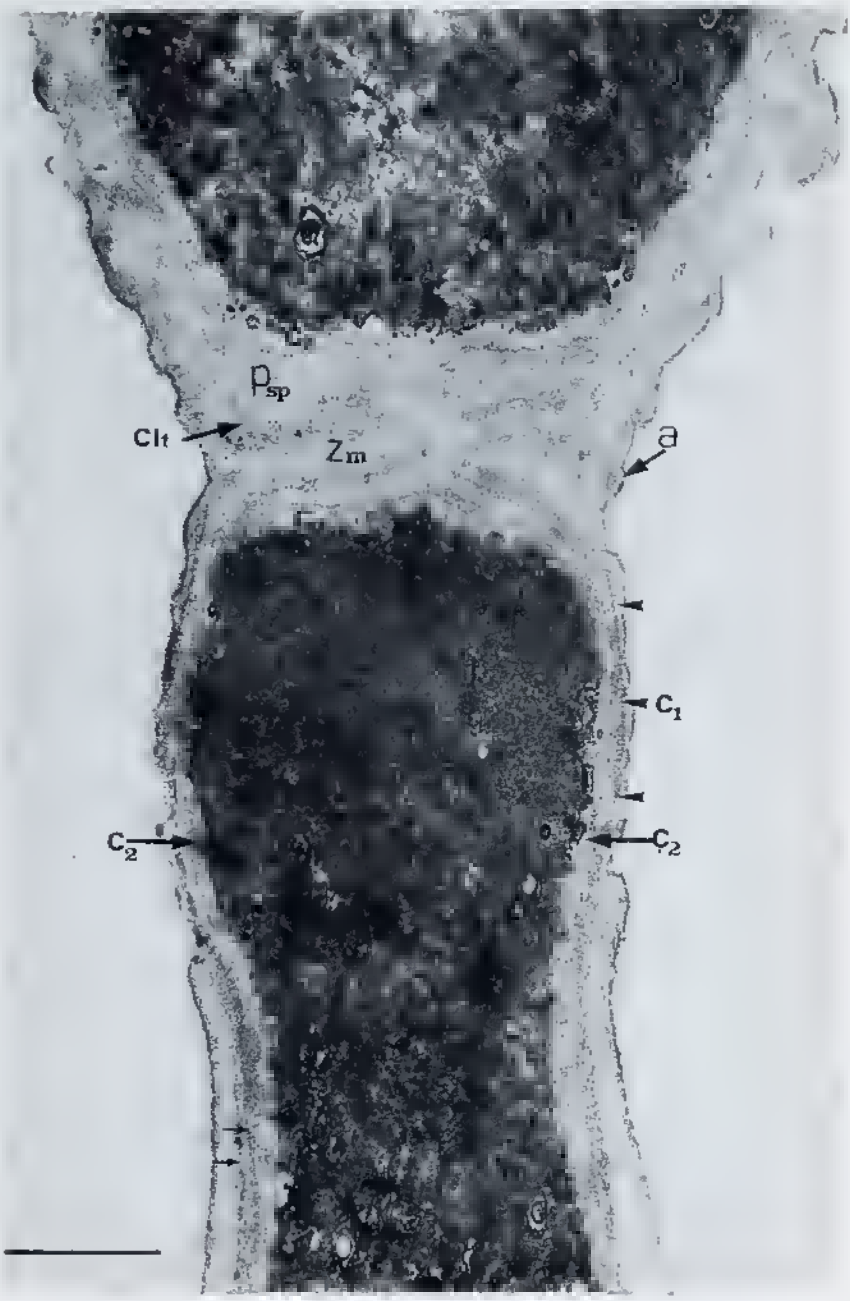
Source : MNHN, Paris



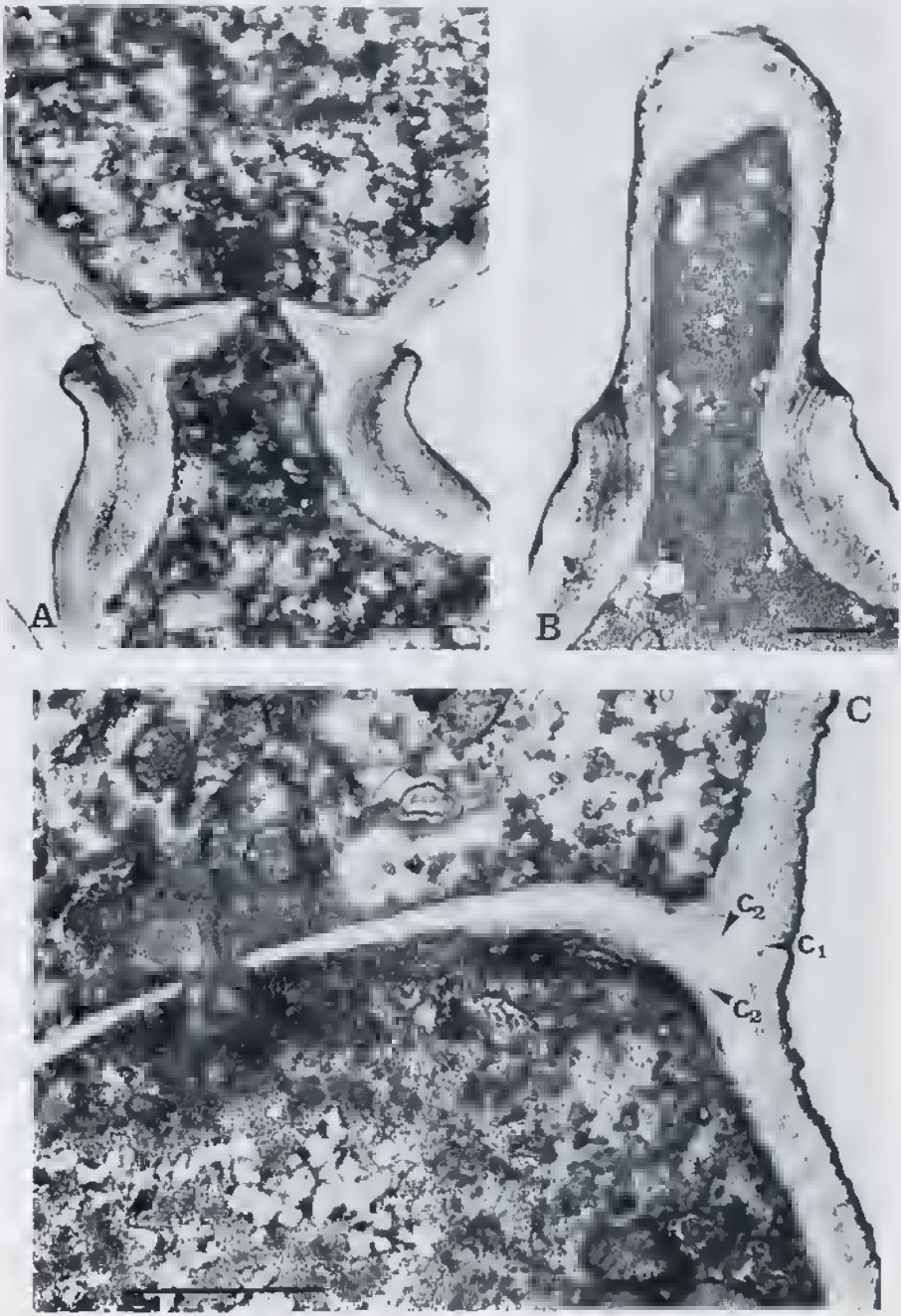
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DEVELOPMENTAL MORPHOLOGY OF ASCOMYCETES

I. EDYUILLIA ATHECIA

by C.V. SUBRAMANIAN and C. RAJENDRAN *

We feel honoured to have been asked to contribute a paper to this Volume commemorating the 50th anniversary of the first publication by Professor CHADEFAUD. It is with very great pleasure that we dedicate this paper to Professor CHADEFAUD who has contributed so much to our knowledge of both the fungi and the algae.

This paper is the first in a series on the developmental morphology of the Ascomycetes and deals with *Edyuillia athecia* Subram. Our observations are based on a study of a type culture (NRRL 5000) of the fungus very kindly made available by Dr. D. I. FENNELL of the Culture Collection of the Northern Utilization Research and Development Division, U.S.D.A.R.S., Peoria, Illinois, U.S.A. The fungus was grown on M40Y agar and RIDDELL's (1950) slide culture technique was used to study the early stages in the development of the perfect state. In the study of the perfect state, staining was done with 0.1% lactofuchsin as recommended by CARMICHAEL (1955); for the study of the imperfect state, the fungus was stained with 0.5% solution of Trypan blue in lactophenol (BOOTH 1971) for 15 minutes. Wherever necessary tease mounts were also used for study.

DESCRIPTION OF THE FUNGUS

Colonies on Czapek's solution agar attaining a diameter of 5-6 cm in 20 days at room temperature (23-25 °C), ranging in colour from straw yellow to cream buff with a loose surface growth of tufted encrusted mycelium.

Memoir n° 215 from the Centre for Advanced Study in Botany, University of Madras.

* Centre for Advanced Study in Botany, University of Madras, Madras 600 005, India.

Source : MNHN, Paris

Hyphae hyaline, smooth, thin-walled, closely septate when wide, remotely septate when narrow (Fig. 4 g). Hyphal fusions often noticed (Fig. 4 h). Ascogonia coiled and produced from the vegetative hyphae. Organized ascocarp lacking. Asci developed from croziers from ascogonial coils, in small naked clusters throughout the colony, globose to subglobose, 7-10 μm in diameter. 8-spored. Ascospores apparently retained within asci, not observed outside the asci, appearing lenticular, smooth, 1-celled, mostly 5-6 × 4.0-4.5 μm. Conidial heads loosely radiate (Fig. 3 w). Phialophores 600-900 μm long, smooth, almost hyaline, narrower towards the base, sometimes branched. Vesicles globose to subglobose, 20-40 μm in diameter. Phialides borne directly on the vesicle, 8-10 μm long, 3-5 μm wide. Conidia typically dry, usually oval, sometimes cylindrical to pyriform when first formed, conspicuously echinulate, hyaline, variable in size, 6-8 × 5-6 μm, catenate (Fig. 3 x).

DEVELOPMENT OF THE PERFECT STATE

The sexual phase of the fungus is initiated by the production of an ascogonium arising directly from the vegetative hyphae as a slender lateral branch. The ascogonium is usually cut off by a septum from the parent hypha sooner or later in its development, and coils to form a hollow spiral of two or three turns (Fig. 1 a-g). One or more lateral branches then develop either from the lower part of the ascogonial coil or from any turn of the coil and grow into the coil either from below or from above (Fig. 1 h-m). Where there are more than one such branch, nearly always one of the branches grows in advance of the rest and is also the first to enter the coil. In certain cases, lateral branches which grow towards the direction of the apex of the coil are swollen in the middle and have a beak-like projection at their tips (Fig. 1 l). The ascogonial coil is arranged quite regularly and tightly. Though apparent entry of one or more lateral branches into the ascogonial coil has been noticed, no fusion has been seen between any of these branches and the ascogonial coil involving breakdown of the cell wall and establishment of protoplasmic continuity. In most cases, the branches which enter the ascogonial coil are seen to grow inside, and then it is difficult to find out if any fusion occurs inside the ascogonial coil. No branch which can be called an antheridium is observed. The ascogonial coil eventually becomes septate, more and more septa being laid down gradually; finally, the whole ascogonial coil becomes highly septate and looks like a mass of cells borne on a hyaline hyphal stalk (Fig. 2 a). Some of the lateral branches which grow into the coil from the apex also become septate (Fig. 1 m). From each cell of the ascogonial coil, a small protuberance now develops which increases in size and forms a hook-like structure, the crozier (Fig. 2 b-e). The detection of croziers at this stage is very difficult because they are very small and are closely and tightly produced in the ascogonial coil. At first glance, the whole ascogonial coil appears as a mass of cells with small projections (Fig. 2 b). By the technique used in this study, it was possible to detect the croziers easily, and study their development. During further development, by the formation of two

Source : MNHN, Paris

septa the crozier is divided into three cells : the basal, the penultimate and the tip cells (Fig. 2 f-h). The penultimate cell of the crozier usually develops into an ascus (Fig. 2 i-l), or sometimes it produces a new crozier (Fig. 2 h). No further development of the crozier was observed. The presence of the tip cell and basal cell on the two sides of the detached young asci (Fig. 2 k) rule out the possibility of fusion between the basal and the tip cells of the crozier and its further development.

Finally, each ascogonial coil develops into a group of asci (Fig. 2 m). Each of these groups of asci is seen attached to a basal hyaline stalk which is originally the stalk of the ascogonium. Sometimes, this stalk may possess a few lateral branches (Fig. 2 m). During further development, the stalk and its lateral branches disappear. The groups of naked asci thus formed remain as scattered clusters throughout the colony. With further development, eight ascospores become differentiated within each ascus (Fig. 2 n). The ascospores were not observed outside the asci in the present study and so are not described in more detail. The ascospores have always been seen in groups of eight and close observation suggests that they are perhaps not released from the asci; the ascus wall at maturity possibly gets closely adpressed to the enclosed ascospores so that it becomes difficult to make out the ascus wall. In any case, the observations made here (Fig. 2 o) seem to indicate that the asci are not evanescent. That the ascospores are seldom seen outside the asci has been mentioned by RAPER & FENNELL (1965 p. 186) also.

No trace of an ascocarp wall and no differentiation of the surrounding hyphae to form any sort of peridium is observed.

Germination of ascospores was not observed in spite of repeated study.

DEVELOPMENT OF THE *ASPERGILLUS* STATE

The development of the *Aspergillus* state is observed even on the third day after inoculation in slide culture, and begins by the production of phialophores and phialides. The phialophore arises as a small protuberance from a specialized hyphal cell, the foot cell (Fig. 3 a). The protuberance elongates considerably and may become flexuous as it matures into a phialophore (Fig. 3 b). The phialophore is usually non septate and becomes swollen at the apex to form a vesicle (Fig. 3 c). The phialophore is wider towards the apex and narrower below, and is thicker-walled below than above. The wall of the vesicle is usually thin.

The phialides are borne directly on the vesicle. Prior to the development of the phialides, the protoplasm gets densely accumulated at the periphery of the vesicle. The phialide initials arise as small protuberances on the surface of the vesicle and develop synchronously (Fig. 3 d-f). As the protuberances grow and increase in size, they press against each other and assume an angular aspect when viewed from above. The phialide initials elongate, become more or less flask-shaped, are broadly rounded in the middle (Fig. 3 g-i) and have

Source : MNHN, Paris

each a very short neck. The phialides are nearly uniform in shape and size. A basal septum cuts off each phialide from the vesicle early in development.

The conidium develops as follows. The initial of the first conidium appears as a small protuberance at the apex of each phialide. The protuberance increases in size as it develops into a conidium (Fig. 3 j-l). During further development, the wall of the protuberance which is continuous with that of the phialide breaks at a presumably weak point located between the swollen tip and the body of the phialide (Fig. 3 m). As the first conidium is differentiated, a second conidium initial appears below the first conidium and in continuity with it, and similarly a third one develops below the second, and so on (Fig. 3 n-v) so that a basipetal chain of conidia is produced. Each conidium in the chain is separated from adjacent conidia by an isthmus. The isthmi are quite conspicuous. The first-formed conidium in a chain is sometimes larger than the subsequently formed conidia and is cylindrical to pyriform in shape (Fig 3 1). Each first-formed conidium may have part of the wall of the protuberance within which it was first differenciated as an inconspicuous cap enveloping it.

No collarette is observed at the open end of the phialide.

TAXONOMY

In this fungus which is the type species of the genus *Edyuillia* Subram. (SUBRAMANIAN 1972), there is no organized ascocarp, but merely a cluster of asci. The asci are produced from croziers which in turn arise from the ascogonial coil. Though some hyphae grow through the ascogonial coil from above or below it, it is difficult to say if any of these functions as an antheridium. There is no proliferation of the croziers so that from a single ascogonial coil only a few (primary) croziers are produced. For the same reason the number of asci per ascogonial coil is limited. Such a naked cluster of asci recalls similar clusters seen in forms such as *Ascodesmis* belonging to the Discomycetes. There are, however, no paraphyses in *Edyuillia athecia* such as are seen in *Ascodesmis*. Though the asci are globose as in the Plectascales, they do not appear to be evanescent. They are also not operculate.

The imperfect state of *Edyuillia athecia* is correctly assigned to *Aspergillus* (*Aspergillus athecius* Raper & Fennell). It is disposed in the *A. glaucus* group by RAPER and FENNELL (1965).

Since evanescent asci are typical of the Plectascales, the systematic position of *Edyuillia athecia* is problematic. Its affinities may not be with the Plectascales. On the other hand, the fungus shows some resemblance to *Eleutherascus lectardii* (Nicot) Arx (ARX 1971) the type species of the genus *Eleutherascus* Arx. *E. lectardii* was originally described by NICOT & DURAND (1969) as *Arachniotus lectardii* Nicot. In this fungus there is no ascocarp and the naked asci are globose to subglobose. DURAND (1969) studied the development of this fungus. It is noteworthy that only a few asci are produced from an

Source : MNHN, Paris

ascogonial coil. The asci are globose to subglobose and are produced through crozier formation. The number of croziers appears to be usually only one or two per ascogonial coil. It is also noteworthy that the asci are not evanescent and ascospores were not observed outside asci even in old cultures, a condition that is typical also of *Edyuillia athecia*. More recently, a second species, *Eleutherascus peruvianus* Huang (HUANG 1975) has been described. In this species also, the asci are produced as in *E. lectardii*. They are globose to subglobose and are, again, not evanescent. Further, the ascus has no apical apparatus and natural release of ascospores has not been observed. A third species, *E. tuberculatus* Samson and Luiten (SAMSON & LUITEN 1975) is reported to have ovoid to broadly clavate asci with a thin persistent wall and to produce clusters of 8-12 naked asci intermixed with paraphysis-like hyphae. The ascospores are 1-celled and tuberculate. In addition, this fungus has a polyblastic conidial state. The ascospores in the three species of *Eleutherascus* are either tuberculate or spiny and dark coloured. They are not of the «bivalve» type. Those of *Edyuillia athecia* are hyaline and smooth, but it is difficult to say if they are of the bivalve type since we have not been able to make observations of these spores outside the asci. From what has been said about *Eleutherascus* spp., it can be seen that *Edyuillia athecia* resembles *Eleutherascus* spp. in having what appear to be non-evanescent asci which are borne in clusters. However, in all three species of *Eleutherascus* the occurence of short hyphae growing from below the clusters of asci has been reported. These are interpreted as paraphysis-like hyphae or peridial in nature. No such hyphae have been seen in *Edyuillia athecia*. *Eleutherascus* is classified in the Discomycetes close to *Ascodesmis* by ARX (1974), HUANG (1975) and SAMSON & LUITEN (1975). It may be pointed out that the genus *Hemiascosporium* Batra (type species, *H. spinulosum* Batra) now appears to be a later name for *Eleutherascus*. BATRA (1973) classified his fungus in a new family Hemiascosporiaceae in the Dipodascales of the Hemiascomycetidae. Though BATRA's description does not mention development of asci from croziers in his fungus, his illustrations (see BATRA 1973, fig. 17) do indicate that the asci are formed from croziers. For this and other reasons given above, it seems best to keep *Eleutherascus* in the Discomycetes, Pezizales (ARX 1974). In view of the fact that there are no paraphyses or paraphysis-like hyphae in *Edyuillia athecia* and also because we need more information about the features of the ascospores (bivalve or otherwise) the precise taxonomic position of *E. athecia* must remain in doubt.

We are grateful to Dr. D.I. FENNELL for the type culture of *Edyuillia athecia* on which the present study is based.

REFERENCES

ARX J. A. von, 1971 — On *Arachniotus* and related genera of the Gymnoascaceae. *Persoonia* 6 : 371-380.

Source : MNHN, Paris

ARX J.A. von, 1974 — The genera of fungi sporulating in pure culture, 2nd ed. Lehre.

BATRA L.R., 1973 — Hemiascosporiaceae (Hemiascomycetidae : Dipodascales), a new family based on *Hemiascosporium spinulosum*. *Mycologia* 65 : 795-802.

BOOTH C., 1971 — Methods in microbiology, vol. 4, New York.

CARMICHAEL J.W., 1955 — Lacto-fuchsin : a new medium for mounting fungi. *Mycologia* 47 : 611.

DURAND F., 1969 — Sur le développement de la Gymnoascée *Arachniotus lectardii* Nicot. *Bull. Soc. mycol. Fr.* 85 : 321-336.

HUANG L.H., 1975 — A new species of *Eleutherascus* from Peruvian soil. *Mycologia* 67 : 293-302.

NICOT J. & DURAND F., 1969 — Une espèce remarquable du genre *Arachniotus* : *A. lectardii* Nicot sp. nov. *Bull. Soc. mycol. Fr.* 85 : 315-320.

RAPER K.B. & FENNELL D.I., 1965 — The genus *Aspergillus*. Baltimore.

RIDDELL R.B., 1950 — Permanent stained mycological preparations obtained by slide cultures. *Mycologia* 42 : 265-270.

SAMSON R.A. & LUITEN B., 1975 — *Eleutherascus tuberculatus*, a new heat-resistant Ascomycete. *Trans. Br. mycol. Soc.* 64 : 338-341.

SUBRAMANIAN C.V., 1972 — The perfect states of *Aspergillus*. *Curr. Sci.* 41 : 755-761.

Source : MNHN, Paris

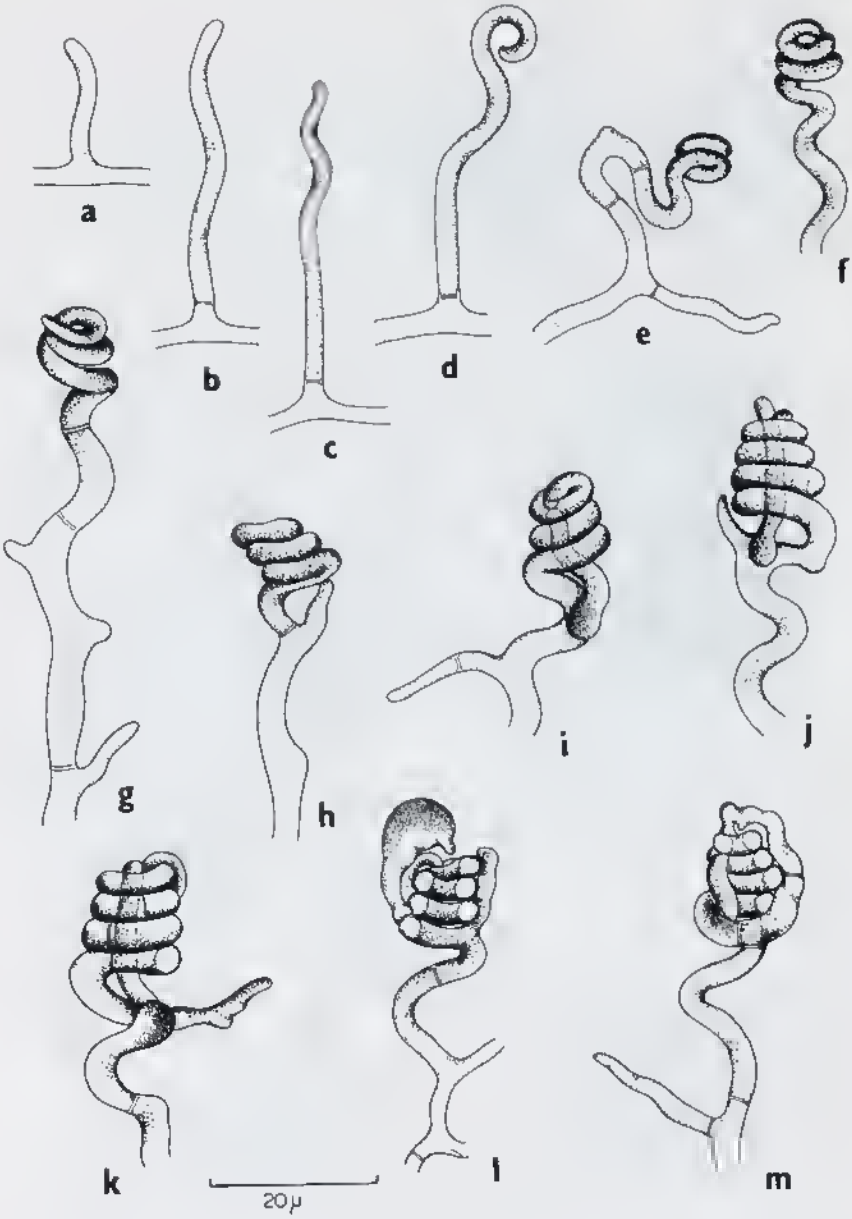


Fig. 1. — *Edyuillia athecia*. a-c, early stages in the development of the ascogonium; d-g, the ascogonium becoming coiled; h, development of a lateral branch from just below the ascogonial coil; i, a lateral branch growing through the ascogonial coil; j, showing ascogonial coil around a lateral branch which has grown into it. Note a second lateral branch developing from the base of the coil; k-m, development of more lateral branches from the ascogonial coil, one of the branches entering into the coil. Note that fig. k shows two branches have entered into the coil, one from below, the other from above, fig. k shows also septation of the ascogonial coil. Note that fig. m shows one lateral branch developing a septum (arrow).

Source : MNHN, Paris

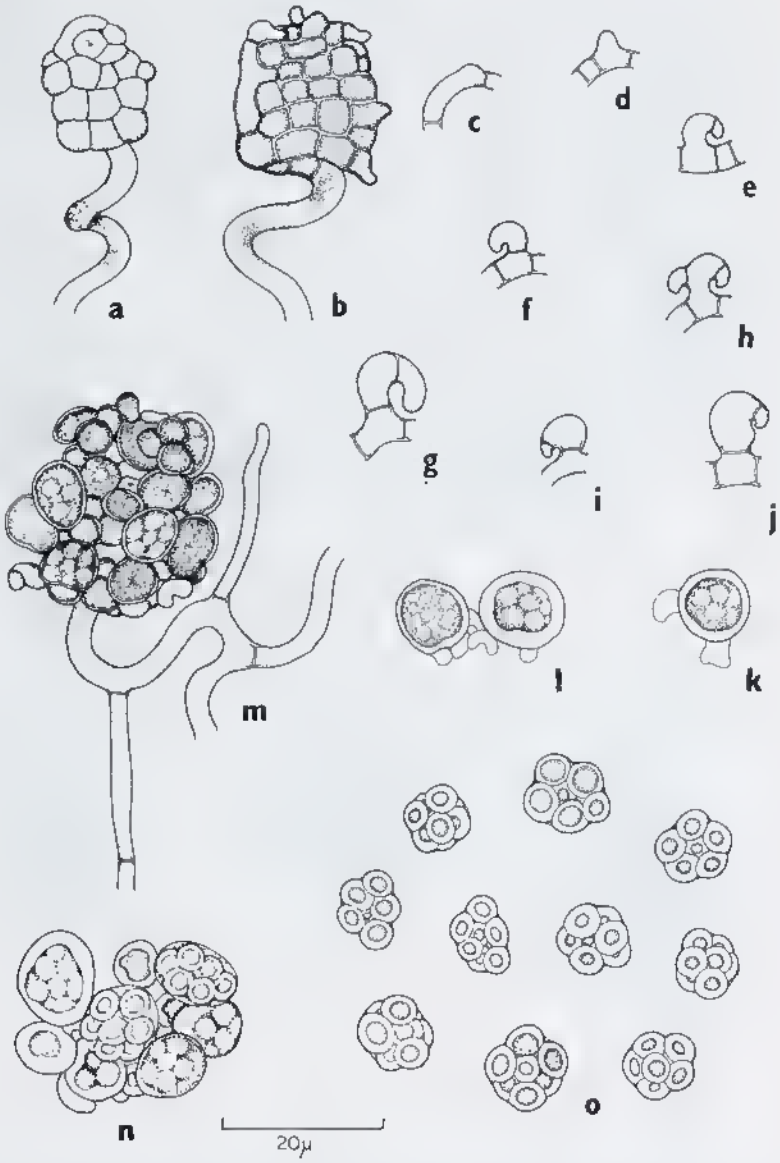


Fig. 2. — *Edyuillia athecia*. a, b, showing septation of the ascogonial coil; c-l, development of crozier and ascus. Note in fig. h development of a secondary crozier from the penultimate cell of the primary crozier; m, a naked cluster of asci derived from a single ascogonial coil; n, a group of asci, some asci showing developing ascospores, and other mature ascospores; o, individual asci with ascospores.

Source : MNHN, Paris

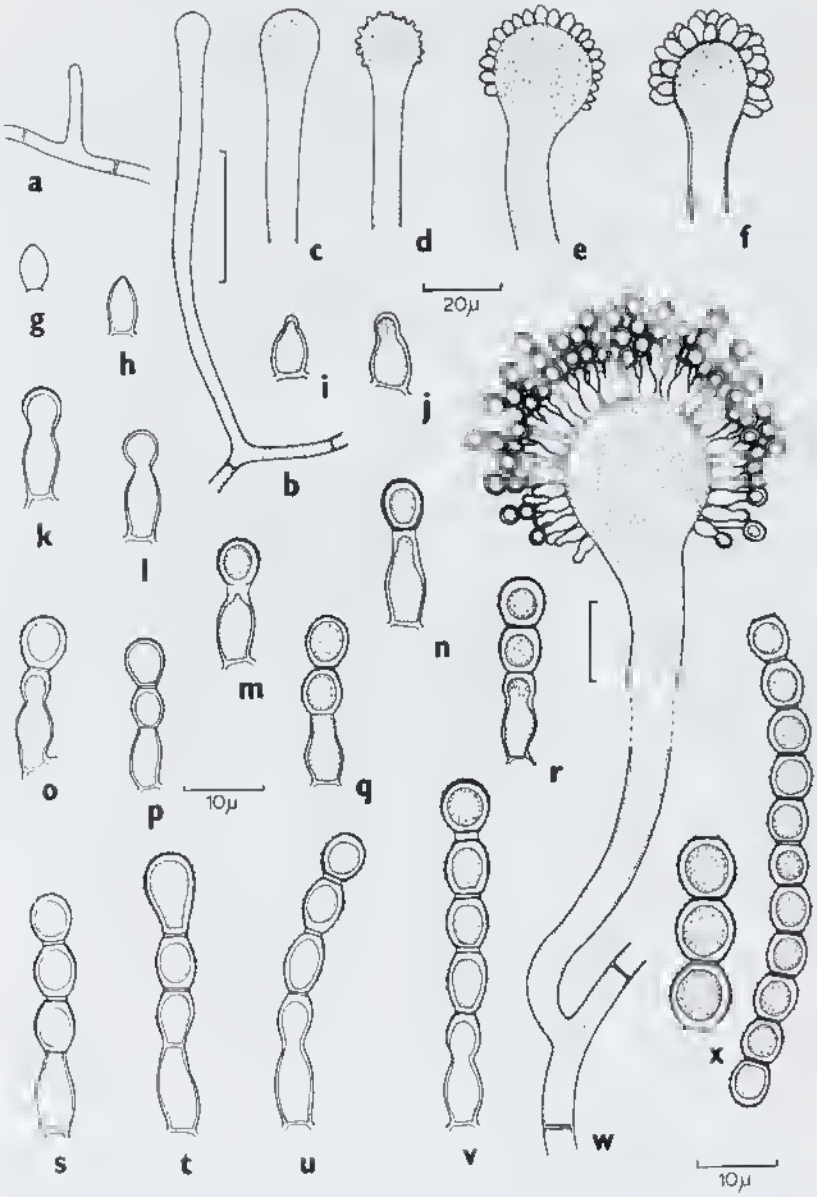


Fig. 3. — *Edyuillia athecia*. a-c, early stages in the development of the phialophore and formation of apical vesicle; d-f, development of phialides from the surface of the vesicle; g-h, developing phialides; i-l, stages in the development of the first conidium from the tip of the phialide; m-v, development of a basipetal succession of conidia forming a true chain. Note isthmi between conidia; w, a typical mature phialophore and the conidial head; x, chains of mature conidia.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

L'APPAREIL APICAL DE L'ASQUE CHEZ QUELQUES DISCOMYCETES :

Étude ultrastructurale comparative

par A. BELLEMERE *

RÉSUMÉ. — Plusieurs types d'appareils apicaux sont mis en évidence par l'étude ultrastructurale des asques de nombreux Discomycètes Inoperculés : types *Pezicula*, *Leotia*, *Bulgaria*, *Hypoderma*, *Therrya*, *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*), *Vibrissea*, *Stictis*, *Rhytidhysterium* (= *Tryblidiella*), *Orbilia*, *Propolis*, *Rhabdocline*. Un schéma constitutif d'ensemble de l'appareil apical est donné. Quelques réflexions d'ordre sysrématique concernant des Discomycètes Inoperculés sont proposées. Une comparaison avec l'appareil apical de l'asque de quelques Pyrénomycètes, Lichens et Discomycètes Operculés est esquissée.

SUMMARY. — Several types of apical appararus are demonstrated by the ultrastructural study of the asci of many Inoperculate Discomycetes : types *Pezicula*, *Leotia*, *Bulgaria*, *Hypoderma*, *Therrya*, *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*), *Vibrissea*, *Stictis*, *Rhytidhysterium* (= *Tryblidiella*), *Orbilia*, *Propolis*, *Rhabdocline*. A sketch of the constituent elements of the entire apical apparatus is given. Certain systematic reflections concerning the Inoperculate Discomycetes are proposed. A comparison with the apical apparatus of the ascus of several Pyrenomyceres, Lichens and Operculate Discomycetes is outlined.

L'appareil apical des asques des Discomycètes Inoperculés a été bien étudié en microscopie photonique (cf. CHADEFAUD 1973), mais les données relatives à son infrastructure sont encore fragmentaires (BELLEMERE 1969, 1971, 1975; CAMPBELL 1973; CODRON 1974; CORLETT & ELLIOTT 1974; SCHOKNECHT 1975). L'examen au microscope électronique d'un éventail d'espèces de ce groupe nous a fourni un certain nombre d'éléments complémentaires. Nous tenterons ici de faire une étude comparative des documents dont on dispose et d'en dégager quelques considérations de portée plus générale concernant l'appareil apical des asques des Ascomycètes.

Ce travail reprend une communication orale faite au Congrès International de Botanique de Léningrad (juillet 1975), en y apportant quelques compléments et mises à jour.

* Laboratoire de Mycologie, École Normale Supérieure de Saint-Cloud, 92210 St-Cloud.

Source : MNHN, Paris

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel observé a généralement été récolté dans la nature. Il a été fixé, soit à l'état frais, soit après réhydratation convenable, au moyen de glutaraldéhyde post-osmié, puis inclus dans l'Araldite et débité en coupes ultra-minces, selon les procédés classiques (cf. BELLEMERE 1971). La technique de mise en évidence des polysaccharides mise au point par THIÉRY (1967) a été utilisée de façon systématique, car elle permet une meilleure étude des parois cellulaires que les techniques à l'acétate d'uranyle ou au citrate de plomb. Les coupes ultrafines ont été observées à l'aide d'un microscope électronique Jeol JEM 7, sous tension de 80 KV.

Un soin particulier a été apporté à l'orientation du matériel au cours de l'inclusion, en vue d'obtenir des coupes d'asques longitudinales. Les coupes axiales ou subaxiales ont été déterminées par comparaison entre de multiples sections.

L'étude du développement complet de l'appareil apical chez les diverses espèces étudiées n'a pas encore été menée à bien, faute de temps. On a dû se limiter à la comparaison d'appareils apicaux parvenus à des degrés de maturation équivalents. On a retenu, dans la mesure du possible, des asques dont les ascospores sont en début de maturation. Ce stade, facile à repérer, est en effet assez long, donc fréquent dans les coupes; de plus, la structure de l'appareil apical est alors relativement stable, tout en présentant un maximum de complexité.

Afin d'éviter une lourde nomenclature, d'un maniement difficile, chaque type d'appareil apical est défini par le nom du genre chez lequel il a été rencontré, dans une ou plusieurs espèces classiques, considérées par les auteurs comme représentatives de ce genre.

D'une façon générale la terminologie utilisée ici pour décrire les appareils apicaux est celle qui est employée par CHADEFAUD et ses élèves (CHADEFAUD 1942, 1960, 1964, 1969, 1973; PARGUEY-LEDUC & CHADEFAUD 1963).

II. RÉSULTATS

Plusieurs types d'appareils apicaux ont été reconnus chez les Discomycètes Inoperculés d'après les modalités de différenciation des diverses couches constitutives de la paroi de l'asque au niveau de la région apicale (et éventuellement sous-apicale) de celui-ci. Selon des conceptions développées antérieurement (BELLEMERE 1971, 1975), nous distinguons quatre couches dans la paroi des asques des Discomycètes Inoperculés; nous allons très brièvement en rappeler les caractéristiques. La couche la plus externe, ou couche a, mince, et riche en polysaccharides, est fréquemment revêtue d'un gélin, externe, qui en dépend

Source : MNHN, Paris

peut-être (périascus de CHADEFAUD, 1973). La couche sous-jacente ou couche b, est également mince et peu réactive au test de THIÉRY. L'ensemble des couches a et b correspond probablement à l'exoascus défini en microscopie photonique. L'endoascus est alors représenté par deux couches, d'ordinaire assez peu riches en polysaccharides, dont l'externe, ou couche c, est généralement bien développée, alors que l'interne d, est, selon les cas, très mince, sinon absente, ou au contraire assez épaisse ou même très développée.

1. LE TYPE *PEZICULA* (Pl. 1 A, B) (cf. fig. 1)

Ce type a été observé chez deux espèces du genre *Pezicula (P. livida* et *P.* sp., sans doute *P. cinnamomea)* (cf. BELLEMERE 1975, fig. 3 B). La paroi latérale de l'asque possède une mince couche a, très riche en polysaccharides, doublée vers l'extérieur d'un fin périascus. La couche b est mince et beaucoup moins réactive au test de THIÉRY. L'endoascus est formé des deux couches c et d, assez épaisses, sensiblement de même importance, bien distinctes l'une de l'autre car elles sont séparées par un très mince liseré riche en polysaccharides.

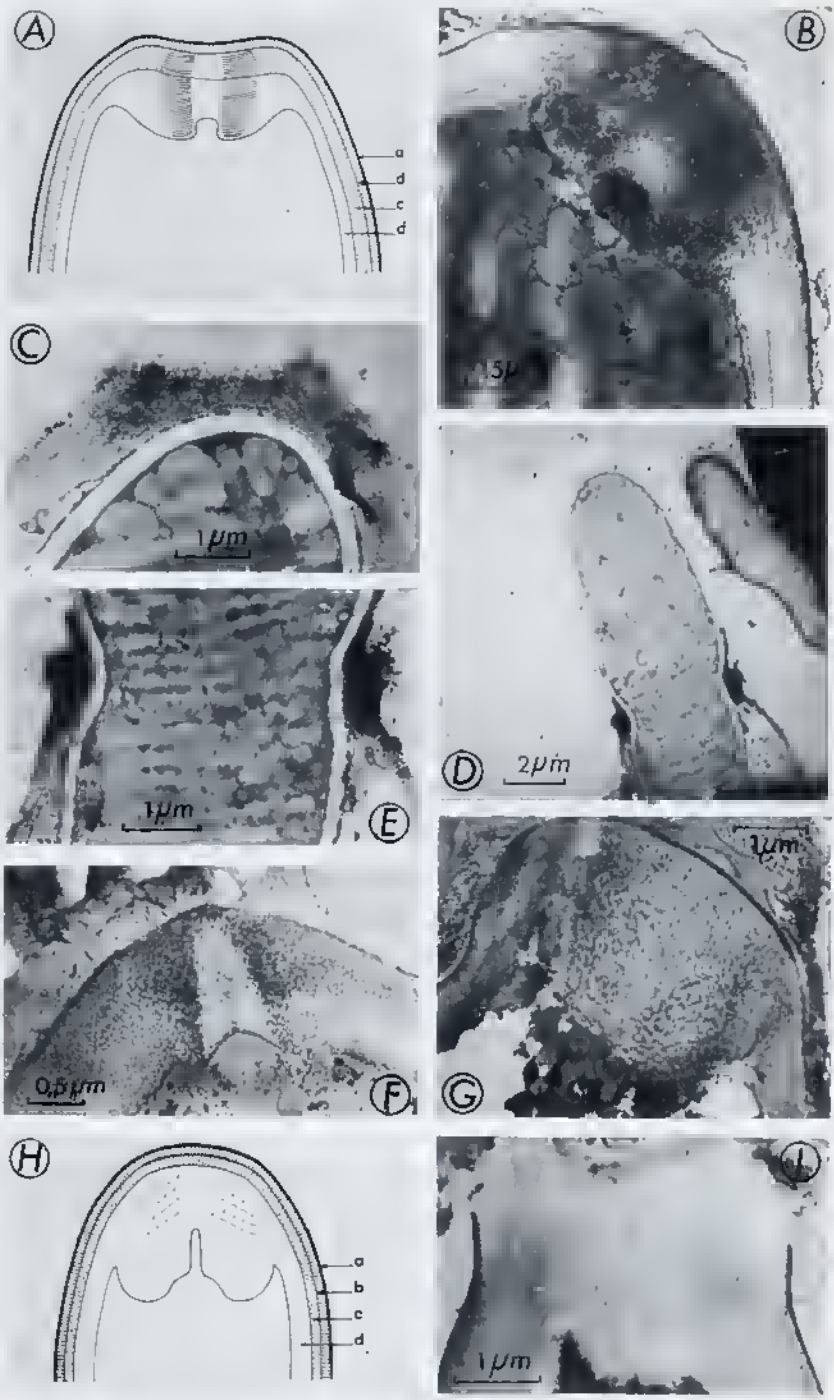
Au sommet de l'asque le périascus devient plus important et se desquame nettement. Les couches a et b ne sont pas sensiblement modifiées. Les couches c et d forment au contraire un net épaississement ou dôme apical. La couche c constitue la partie supérieure du dôme apical et la couche d la partie inférieure du dôme apical ou pendentif du dôme apical. Ce pendentif fait saillie vers le bas dans la chambre sous-apicale occupée par la partie supérieure de l'épiplasme.

Le dôme apical contient deux anneaux superposés, mis en évidence par leur très nette réactivité au test de THIÉRY, et par leur aspect sombre après emploi de l'acétate d'uranyle ou du citrate de plomb. L'anneau inférieur (ou anneau du pendentif) est contenu dans le pendentif, donc dans la couche d de la paroi. La base de l'anneau inférieur entoure l'oculus (ou chambre oculaire, ou ombilic) formé par la saillie du sommet de l'épiplasme dans le pendentif. La partie supérieure de l'anneau inférieur entoure le cylindre axial (ou corps ombiliqué); celui-ci est constitué par l'étroite portion de la couche d qui occupe la partie axiale du sommet de l'asque et n'est pas différenciée en anneau. L'anneau supérieur (ou anneau du dôme) est contenu dans la partie supérieure du dôme apical, donc dans la couche c de la paroi. Cet anneau entoure le pseudomanubrium formé par la partie de la couche c qui surplombe le cylindre axial et n'est pas différenciée en anneau.

Une très mince zone transparente aux électrons (ou ménisque moyen) sépare les deux anneaux superposés. La base de l'anneau inférieur ne vient pas au contact de la partie inférieure de la couche d, elle en est séparée par le ménisque inférieur. De façon analogue le ménisque supérieur sépare le sommet de l'anneau supérieur de la partie supérieure de la couche c.

Sur les coupes les anneaux présentent un aspect finement stratifié. Sans entrer ici dans l'examen cytologique détaillé de leur ultrastructure, on peut remarquer cependant que l'anneau inférieur a, dans l'ensemble, une structure

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

plus grossière que l'anneau supérieur, avec des sphérules plus claires s'entremêlant dans la structure stratifiée.

L'asque des *Pezicula* est donc caractérisé par la présence d'une épaisse couche d, dans la paroi latérale de l'asque et par un important dôme apical formé par les couches c et d de la paroi qui renferment chacune un anneau riche en polysaccharides.

On sait d'autre part que, chez les *Pezicula*, l'asque s'ouvre au sommet par un pore (BAYLISS-ELIOTT & CHANCE 1920).

Un même type d'appareil apical a été également rencontré dans les genres *Geoglossum* (Pl. 1 C, D, E) (BELLEMERE 1975, fig. 3 A) et *Microglossum*. Il existe très probablement aussi dans les genres *Polydesmia* et *Melittosporium*. L'appareil apical des *Dermea* (Pl. 1 F) ne nous semble qu'une variante, chez laquelle le pendentif du dôme apical est peu saillant dans le sommet de l'épiplasme et les anneaux, peu denses, ont une faible extension latérale.

Les asques du *Patellariopsis clavispora* (1) et ceux d'une espèce qui appartient sans doute au genre *Pragmopora* (Pl. 1 G) représentent une variante du type *Pezicula*. En effet, comme chez ce type, les couches c et d de la paroi sont bien développées et le dôme apical est important, mais il ne semble pas que la couche c soit pourvue d'un anneau apical. La couche d, qui forme un pendentif très saillant vers le bas, contient un anneau qui présente une structure réticulée, assez lâche, et qui est susceptible de gonfler de façon notable.

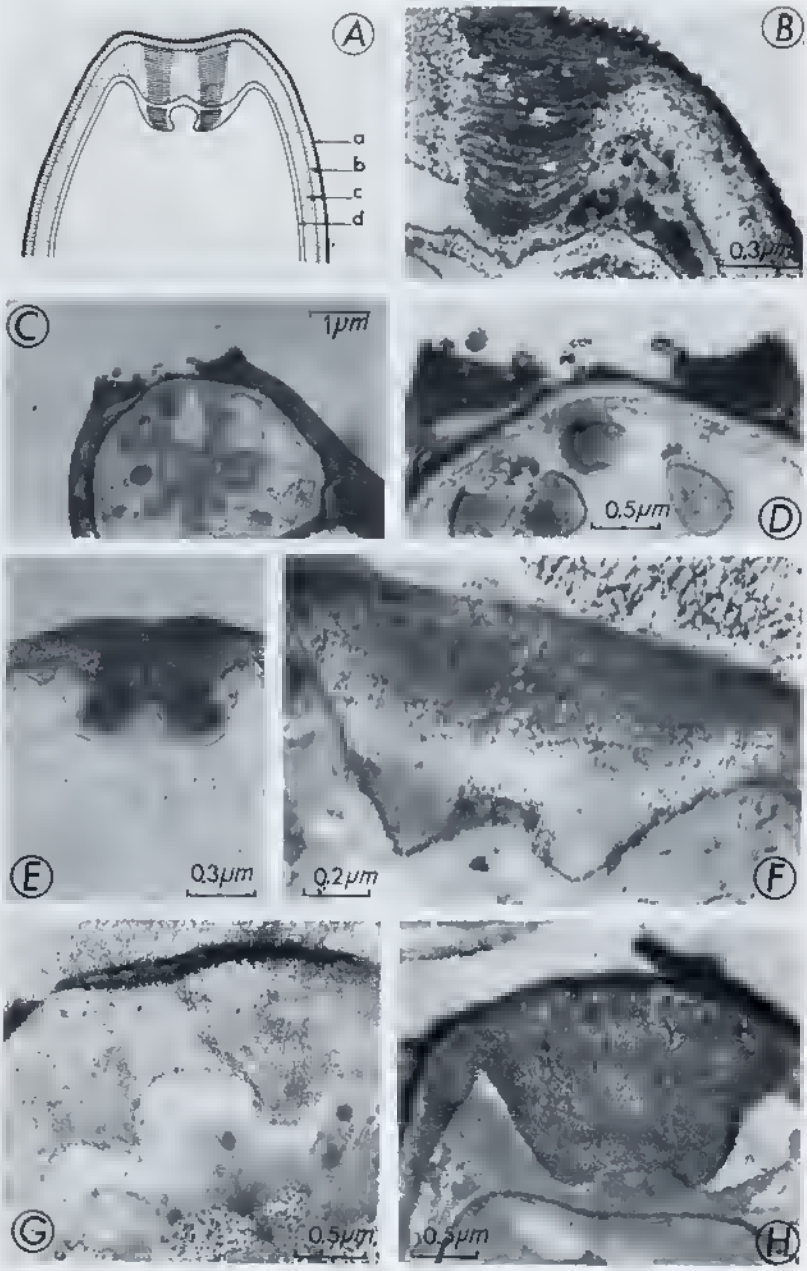
2. LE TYPE *LEOTIA* (Pl. 1 H, I)

Les particularités des asques du *Leotia lubrica* ont été remarquées depuis longtemps en microscopie photonique (CHADEFAUD 1944, LE GAL 1946a). Ce type d'asque semble pouvoir être rapproché du type *Pezicula* car la paroi latérale des asques est épaisse, avec une couche d plus importante que chez les *Pezicula*. Le dôme apical est également volumineux; mais seul son pendentif (couche d) est bien développé. Le test de THIÉRY ne révèle pas la présence d'anneaux. Tout au plus des structures ténues apparemment fibrilleuses sont-elles décelables dans le pendentif au moment de la déhiscence. Celle-ci s'effectue par un pore, avec une sorte d'éversion du bouchon apical analogue à celle

(1) Appelé, à tort, Patellariacée sp. dans notre travail de 1967 (p. 788).

Pl. 1. — A : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Pezicula*. — B : Appareil apical de l'asque d'un *Pezicula* sp. (technique de THIÉRY) (cf. BELLEMERE 1975, fig. 3B). — C : Début de déhiscence de l'asque chez un *Geoglossum* sp. (technique de THIÉRY). — D, E : Déhiscence de l'asque chez un *Geoglossum* sp. (technique de THIÉRY). — F : Appareil apical de l'asque du *Dermea cerasi* (technique de THIÉRY). — G : Appareil apical de l'asque d'un *Pragmopora* (?) sp. (technique de THIÉRY). — H : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Leotia*. — I. Appareil apical de l'asque du *Leotia lubrica* (technique de THIÉRY). (a, b, c, d : couches de la paroi de l'asque).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

que l'on connaît chez les *Sclerotinia (= Whetzelinia)* (CODRON 1974, SCHOKNECHT 1975) et le *Ciboria acerina* (CORLETT & ELLIOTT 1974) (cf. Pl. 4).

3. LE TYPE *BULGARIA* (Pl. 2)

L'appareil apical des asques du *Bulgaria inquinans* (cf. BELLEMERE 1969), comme celui des *Pezicula*, comporte un dôme apical formé par l'épaississement des couches c et d de la paroi. Celles-ci renferment chacune un anneau riche en polysaccharides (Pl. 2 A, B). La déhiscence de l'asque s'effectue également par un pore sans extrusion de l'appareil apical (Pl. 2 C, D).

Mais le type *Bulgaria* est cependant distinct du type *Pezicula*. Le dôme apical est en effet moins volumineux et le pendentif, que forme la couche d de la paroi, est moins large et moins saillant vers le bas. L'anneau supérieur est donc le plus important. Enfin, sur le flanc de l'asque, la couche d de la paroi est indistincte tant elle est mince.

Un appareil apical de type *Bulgaria* est très fréquent chez les Discomycètes. Mais dans le détail, il présente un certain nombre de variantes.

Ainsi, chez le *Chlorociboria aeruginosa* (BELLEMERE 1975, fig. 3 D) l'appareil apical est d'un type très proche de celui du *Bulgaria inquinans*.

Chez des *Tapesia (= Mollisia)* tels *T. strobilina* et *T. cf. cinerea*, le dôme apical, dont les anneaux sont très différenciés, est peu développé mais son pendentif, assez long, fait fortement saillie dans la chambre sous-apicale en donnant sur les coupes l'aspect de deux pointes dirigées vers le bas. Celles-ci convergent vers la partie axiale de l'asque plus nettement que celles du *Bulgaria inquinans*. Un appareil apical d'un type analogue se rencontre chez le *Pyrenopeziza rubi* et le *Phacidiostroma multivalve*.

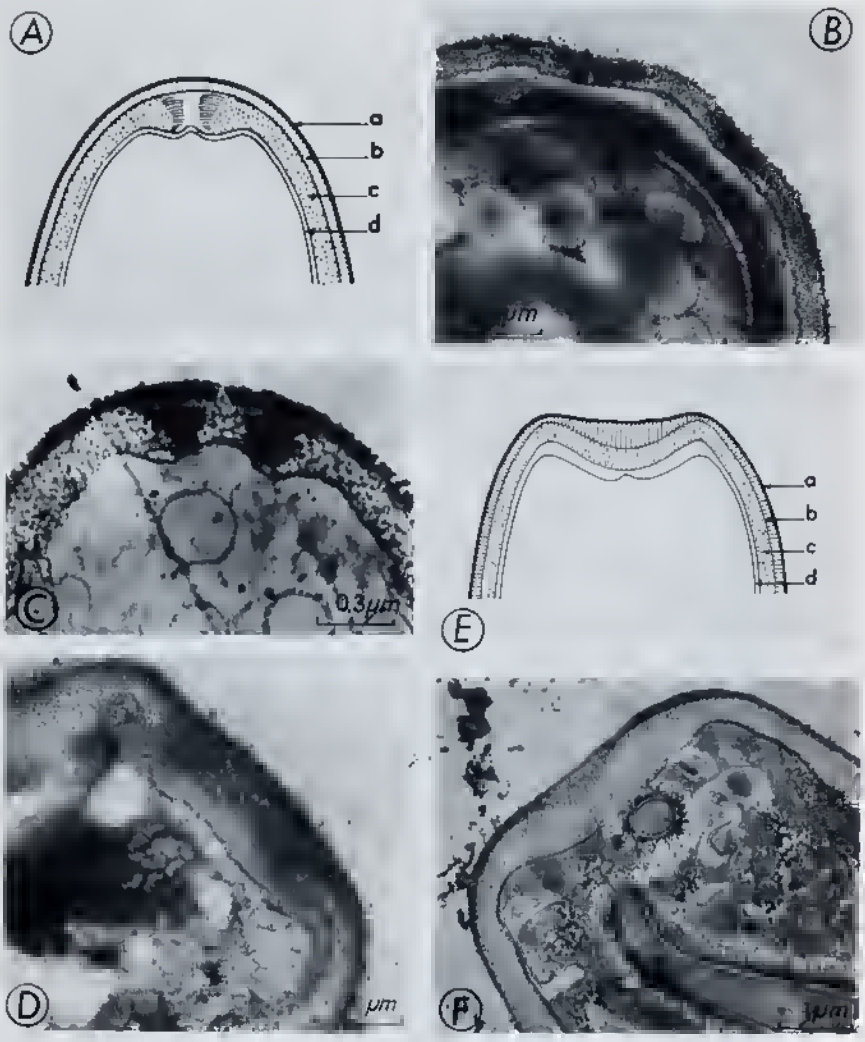
Le *Mitrula paludosa* (Pl. 2 E) possède également un petit dôme apical pourvu d'anneaux riches en polysaccharides mais dont le pendentif forme deux pointes divergentes sur les coupes.

Chez l'*Heterosphaeria patella* (Pl. 2 F), le *Godronia fuliginosa* (Pl. 2 G) et le *Trochila craterium* (Pl. 2 H), la paroi latérale de l'asque montre une couche d distincte, plus mince cependant que dans le type *Pezicula*. On pourrait voir là un type intermédiaire entre ce dernier type et le type *Bulgaria*. Chez l'*Heterosphaeria*, l'aspect de l'appareil apical est proche de celui du *Bulgaria*. Chez le *Trochila* et le *Godronia* le dôme apical est relativement étalé et trapu ; la partie

Pl. 2. — A : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Bulgaria*. — B : Appareil apical de l'asque du *Bulgaria inquinans* (technique de THIÉRY). — C, D : Déhiscence de l'asque du *Bulgaria inquinans* (technique de THIÉRY). — E : Appareil apical de l'asque du *Mitrula paludosa* (technique de THIÉRY). — F : Appareil apical de l'asque de l'*Heterosphaeria patella* (technique de THIÉRY). — G : Appareil apical de l'asque du *Godronia fuliginosa* (technique de THIÉRY). — H : Appareil apical de l'asque du *Trochila craterium* (technique de THIÉRY). — (a, b, c, d : couches de la paroi de l'asque).

Source MNHN, Paris

axiale des anneaux est assez large, avec un oculus relativement étalé; l'anneau supérieur n'est pas nettement stratifié. L'appareil apical est plus riche en polysaccharides chez le *Trochila* que chez le *Godronia*.



Pl. 3. — A: Schéma de l'appareil apical des asques du type *Hypoderma*. — B: Appareil apical de l'asque de l'*Hypoderma rubi* (technique de THIÉRY). — C: Appareil apical de l'asque d'un *Coccomyces* cf. *coronatus* (technique de THIÉRY). — D: Appareil apical de l'asque du *Spathularia flavida* (technique de THIÉRY). — E: Schéma de l'appareil apical des asques du type *Therrya*. — F: Appareil apical de l'asque du *Therrya fuckelii* (technique de THIÉRY) (cf BELLEMERE 1975, fig. 3 C, p. 397). (a, b, c, d: couches de la paroi de l'asque).

Source MNHN, Paris

4. LE TYPE *HYPODERMA* (Pl. 3)

Les asques des *Hypoderma*, dont le sommet est très étroit, presque pointu, s'ouvrent par un pore à maturité. Leur dôme apical, très réduit, renferme un minuscule anneau apical amyloïde à peine perceptible en microscopie photonique (CHADEFAUD 1960). Dans ce dôme seule la couche c est épaissie. L'anneau est donc l'anneau supérieur. Le pendentif et l'anneau inférieur font défaut.

Ce type d'appareil apical a été rencontré chez l'*Hypoderma rubi* (Pl. 3 A, B), le *Rhytisma acerinum* (BELLEMERE 1975, fig. 3) et un *Coccomyces* cf. *coronatus* (Pl. 3 C). CAMPBELL (1973) l'a observé aussi chez le *Lophodermella sulcigena*.

Le *Spathularia flavida* possède un appareil apical d'un type très voisin, nettement plus étalé cependant, avec une ébauche de pendentif et d'anneau inférieur (Pl. 3 D).

5. LE TYPE *THERRYA* (Pl. 3 E, F)

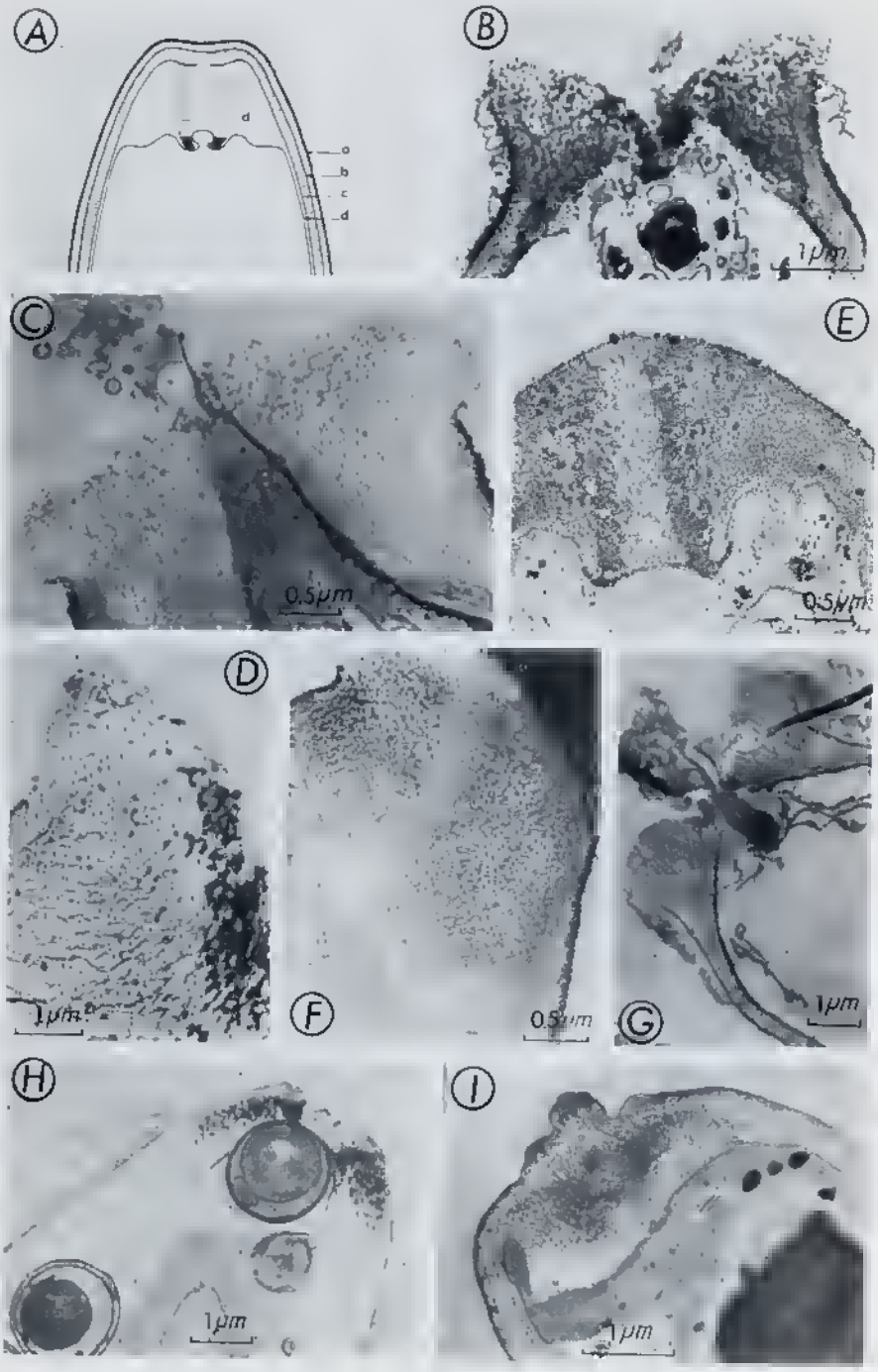
Les asques du *Therrya fuckelii*, à sommet assez plat, n'ont pas de couche d distincte, ni dans leur paroi latérale, ni dans leur faible épaississement apical. Celui-ci est formé par un léger renforcement de la couche c de la paroi et un net développement de la couche b en un coussinet apical. La technique de THIÉRY ne révèle pas d'anneaux apicaux. La déhiscence de l'asque se fait par un pore. L'appareil apical du type *Therrya* est proche du type *Hypoderma* dans la mesure où le dôme apical réduit est formé uniquement par la couche c de la paroi. Mais il s'en distingue par l'absence d'anneau apical et par le développement d'un coussinet apical (couche b de la paroi).

6. LE TYPE *SCLEROTINIA* (= *WHETZELINIA*) (Pl. 4)

Les asques des *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*) *sclerotiorum* et *tuberosa* dont l'ultrastructure a été étudiée respectivement par CODRON (1974) et SCHOKNECHT (1975) ont une paroi latérale dont la couche d est très mince, sinon indistincte. Leur sommet, assez plat, recouvert d'un périascus bien développé, est pourvu d'un important épaississement apical. Ce dernier se compose d'un très mince coussinet apical (couche b de la paroi) et d'un volumineux dôme apical. Celui-ci est formé, pour l'essentiel, par un accroissement très important de la couche d de la paroi qui survient brusquement dans la partie supérieure de l'asque si bien que la base de ce dôme est relativement plane. La couche c de la paroi à peine épaissie à ce niveau, n'occupe qu'une part réduite du dôme apical.

La plus grande partie du dôme apical des asques des *Sclerotinia* est donc occupée par une hypertrophie du pendentif. Celle-ci, toutefois, n'affecte pas l'extrême base de ce dernier qui se présente sur les coupes comme deux petites

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

pointes, saillantes vers le bas dans le sommet de l'épiplasme, de part et d'autre de l'oculus.

Les deux anneaux superposés, riches en polysaccharides, que contient le dôme apical, sont, par suite, de taille très inégale, l'anneau inférieur (ou anneau du pendentif) étant évidemment le plus important. La partie basilaire de cet anneau, contenue dans la portion non hypertrophiée du pendentif qui enserre l'oculus, est de taille réduite; elle est plus riche en polysaccharides et possède une texture plus dense que la partie haute, beaucoup plus importante, qui s'allonge, dans le sens de la hauteur, autour du cylindre axial. L'anneau supérieur (différencié dans la couche c de la paroi) est mince, plus étalé et aussi plus riche en polysaccharides que la partie haute de l'anneau inférieur. Ces anneaux, de texture granuleuse relativement grossière, ne présentent pas de stratification rigoureuse et leur limite n'est pas très régulièrement tranchée sur leur face externe. L'ensemble de l'épaississement apical de l'asque présente en effet une structure analogue à celle des anneaux mais nettement moins réactive au test de THIÉRY.

La déhiscence de l'asque se fait par un pore, mais avec une persistance caractéristique de l'épaississement apical qui subit une éversion tout à fait typique (CODRON 1974, SCHOKNECHT 1975). Sur les coupes, tout se passe comme si une «fermeture éclair» disposée sur l'emplacement de l'axe des anneaux s'ouvrait de haut en bas (Pl. 4 B).

Le type *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*) se distingue du type *Bulgaria* par son mode de déhiscence et par le développement beaucoup plus grand de la couche d de la paroi qui, à l'apex de l'asque, constitue un volumineux pendentif à base relativement plate. Ces mêmes caractéristiques, ainsi que la minceur de la couche d de la paroi sur le flanc de l'asque, le distinguent aussi du type *Pezicula*.

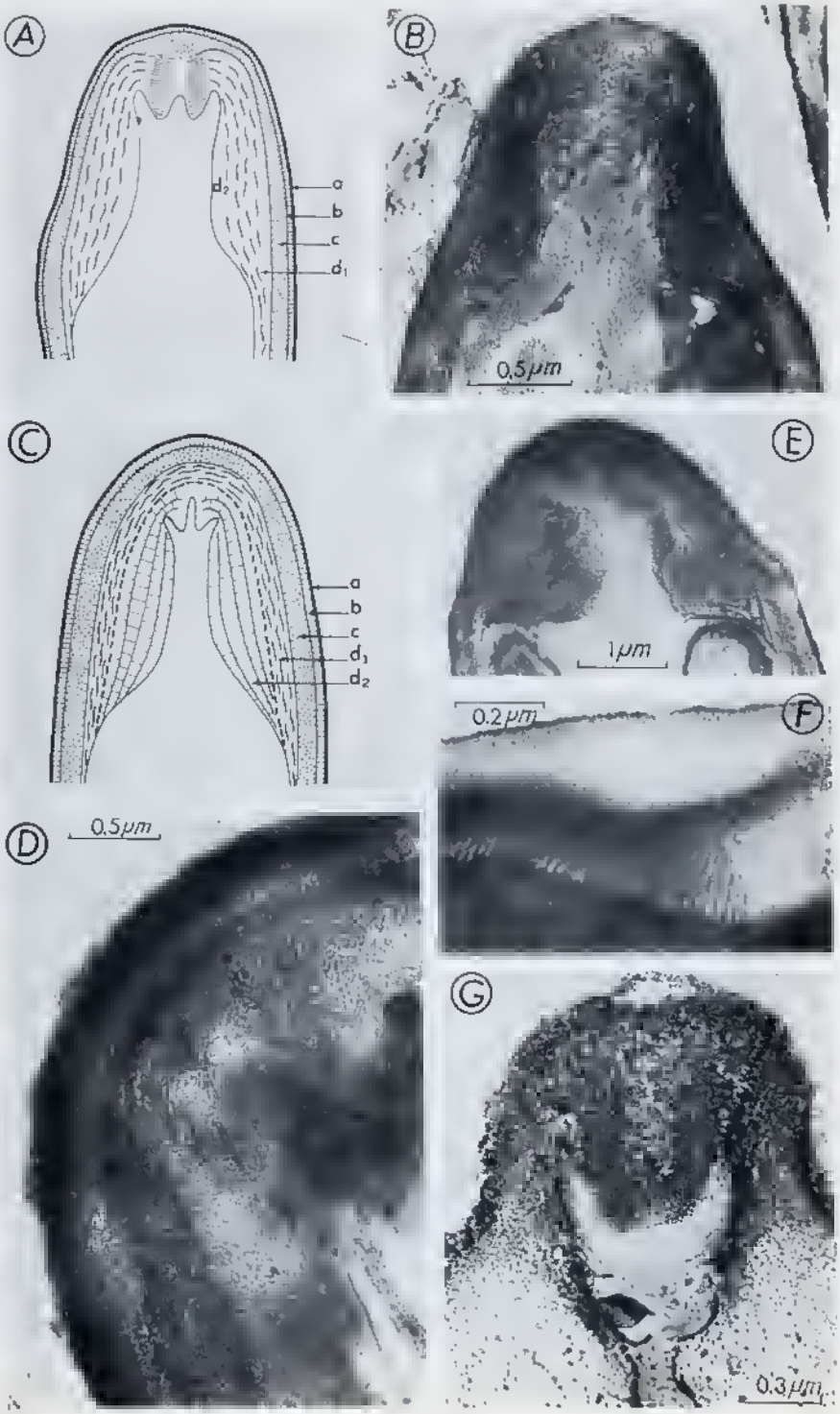
Les *Rutstroemia* (*R. echinophila* et *R. elatina*) (Pl. 4 C, D) ont un appareil apical tout à fait analogue à ceux des *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*) et présentent le même type de déhiscence. Le *Neobulgaria pura* est similaire (Pl. 4 E).

Chez l'*Encoelia tiliacea* (Pl. 4 F) l'anneau inférieur est mal différencié. Il en est de même chez les *Ciboria*, tels le *C. acerina* (CORLETT & ELLIOTT 1974) et *C. batschiana* (Pl. 4 G).

L'appareil apical de certains *Hymenoscyphus* et des *Bisporella* (= *Calycella*) *citrina* et *sulfurina* comporte des anneaux apicaux étroits, de texture plus fine

Pl. 4. — A : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Sclerotinia*. — B : Appareil apical de l'asque du *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*) *sclerotiorum* (CODRON 1974), au moment de la déhiscence de l'asque (technique de THIÉRY). — C : Déhiscence du sommet de l'asque de *Rutstroemia elatina* (technique de THIÉRY). — D : Déhiscence du sommet de l'asque du *Rutstroemia echinophila* (technique de THIÉRY). — E : Appareil apical de l'asque du *Neobulgaria pura* (technique de THIÉRY). — F : Appareil apical de l'asque de l'*Encoelia tiliacea* (technique de THIÉRY). — G : Déhiscence du sommet de l'asque du *Ciboria batschiana* (technique de THIÉRY). — H : Début de déhiscence de l'asque de l'*Ascocoryne cylichnium* (technique de THIÉRY). — I : Appareil apical de l'asque de l'*Ascocoryne sarcoides* (technique de THIÉRY). (a, b, c, d : couches de la paroi de l'asque).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

et plus dense que celle des *Sclerotinia*. Ces anneaux sont trés riches en polysaccharides mais le reste de l'épaississement apical réagit á peine au test de THIÉRY.

Les asques des *Ascocoryne (= Coryne)* se rapprochent de ceux des *Sclerotinia* par leur épaississement apical bien développé, á base plate, formé pour l'essentiel par la couche d de la paroi. Ils rappellent cependant le type *Pezicula* car cette couche est bien distincte dans la paroi latérale de l'asque, bien qu'elle soit assez mince. Chez l'*Ascocoryne cylichnium* (Pl. 4 H) seule la partie supérieure de la couche d du dôme apical réagit nettement au test de THIÉRY; sa partie inférieure parait se tasser au moment de la déhiscence; celle-ci se produit sans véritable éversion du dôme apical. Chez l'*Ascocoryne sarcoides* (Pl. 4 I) le sommet des asques présente de curieuses sinuosités et, dans le dôme apical, l'ensemble de la couche d, faiblement réactive au test de THIÉRY, présente une texture assez fine différente de celle de l'*Acylichnium*.

7. LE TYPE *VIBRISSEA* (Pl. 5)

Les asques du *Vibrissea decolorans (= Apostemidium vibrisseoides)* ont une paroi latérale sans couche d distincte. Leur appareil apical (Pl. 5 B) différe sensiblement des types précédents par sa plus grande complexité. En effet, au dôme apical, formé par l'épaississement des couches c et d de la paroi de l'asque, s'ajoute un bourrelet sous-apical qui flanque la chambre sous-apicale et qui est un renforcement de la seule couche d de la paroi. Ce bourrelet est séparé du dôme apical qui le surmonte par une rainure annulaire.

Dans le dôme apical la couche c de la paroi est à peine épaissie et ne contient pas d'anneau. La couche d, bien développée forme un pendentif, saillant dans la chambre sous-apicale et renfermant un anneau (anneau inférieur) dont les constituants polysaccharidiques sont assez irréguliérement empilés en strates. La texture du bourrelet sous-apical est relativement grossiére; les éléments réactifs au test de THIÉRY qu'il contient sont disposés plus ou moins parallèlement á la surface de l'asque.

Chez le *Vibrissea decolorans* la partie supérieure de l'épiplasme, au-dessus des ascospores, présente la particularité d'être pratiquement dépourvue d'organites cellulaires. Occupée par une substance amorphe, déjá observée en microscopie photonique (BELLEMERE 1960), elle constitue une calotte épiplasmique, au sens de CHADEFAUD (1972). L'apex de l'asque est donc occupé par des

Pl. 5. — A : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Vibrissea*. — B : Appareil apical de l'asque du *Vibrissea decolorans* (technique de THIÉRY). — C : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Stictis*. — D : Sommet de l'asque d'un *Stictis* sp. (technique de THIÉRY). — E : Appareil apical de l'asque du *Schizoxylon berkeleyanum* (technique de THIÉRY). — F : Détail de la structure du bourrelet apical de l'asque du *Schizoxylon berkeleyanum* (technique de THIÉRY). — G : Appareil apical de l'asque de l'*Heyderia (= Mitrula) abietis* (technique de THIÉRY). (a, b, c, d_1, d_2 : couches de la paroi de l'asque).

Source MNHN, Paris

éléments structuraux distincts : une calotte épiplasmique, flanquée d'un bourrelet sous-apical structuré, lui-même couronné par le dôme apical dont le pendentif contient un anneau différencié.

Des asques lésés de l'*Heyderia (= Mitrula) abietis* (Pl. 5 G) ont montré une région apicale se rapprochant du type *Vibrissea*. En effet, sous un dôme apical de constitution analogue à celui du *Vibrissea decolorans*, la paroi de la région sous-apicale de l'asque s'était gonflée notablement en une sorte de bourrelet sous-apical. Mais celui-ci était dépourvu d'éléments structuraux polysaccharidiques à disposition régulière.

8. LE TYPE *STICTIS* (Pl. 5 C à F)

Chez un *Stictis* sp. (Pl. 5 D) le bourrelet sous-apical de l'asque, formé par la couche d de la paroi, est très apparent et réagit nettement au rest de THIÉRY. Sa structure est plus complexe que celle du bourrelet des asques du type *Vibrissea*. On y distingue en effet deux sous-couches de texture différente : une sous-couche d_1, externe, et une sous-couche d_2, interne. Les éléments structuraux de la sous-couche externe, d_1, sont disposés de façon grossièrement parallèle à la paroi latérale de l'asque, à la manière de ceux du bourrelet sous-apical de l'asque de type *Vibrissea*. Ceux de la sous-couche interne, d_2, qui sont au contraire plus ou moins perpendiculaires à la paroi latérale de l'asque, sont des éléments courts sensiblement parallèles les uns aux autres et répartis en plusieurs strates à l'intérieur de la couche d_2 (Pl. 5 D).

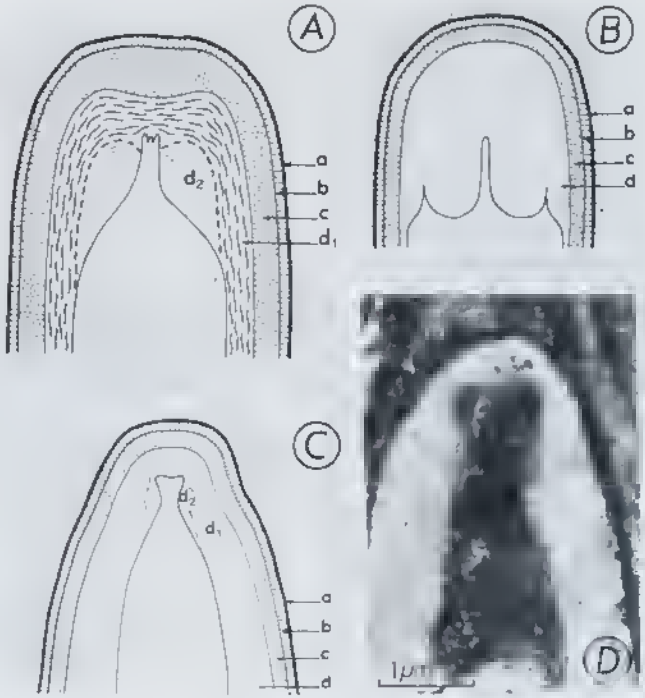
L'appareil apical du *Schizoxylon berkeleyanum* est, lui aussi, du type *Stictis*.

Au sommet de l'épiplasme la chambre sous-apicale présente, sur les coupes, une section trifide (Pl. 5 E) impliquant la présence d'un oculus entouré d'un pendentif. Mais la structure du dôme apical n'a pu être exactement précisée faute de coupes rigoureusement axiales. Celles-ci sont en effet particulièrement difficiles à obtenir chez cette Ostropale car les asques, très longs, sont filamenteux et plus ou moins sinueux. On a seulement pu constater qu'au sommet du dôme les couches c et d_1 de la paroi ne subissent pas de modifications notables (d_1 s'amincissant seulement un peu). Il n'y a apparemment pas d'anneaux apicaux.

9. LE TYPE *RHYTIDHYSTERIUM (= TRYBLIDIELLA)* (Pl. 6)

Les asques du *Rhytidhysterium rufulum (= Tryblidiella rufula)* (BELLEMERE 1971, fig. 4) ont en principe une déhiscence du type «Jack in the box» et sont considérés comme des asques bituniqués. Leur paroi latérale très épaisse comporte une couche d particulièrement développée, formée de fins éléments, faiblement réactifs au test de THIÉRY et disposés presque parallèlement à la paroi de l'asque. Sur les coupes on constate que l'ordonnancement de ces éléments est cependant interrompu, de façon régulière, par d'étroites «bandes» radiaires, dépourvues de polysaccharides, contre lesquelles ils se rebroussent

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — A : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Rhytidhysterium* (= *Tryblidiella*). — B : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Melaspilea*. — C : Schéma de l'appareil apical des asques du type *Catinella*. — D : Appareil apical des asques du *Catinella olivacea* (technique de THIÉRY) (a, b, c, d : couches de la paroi de l'asque).

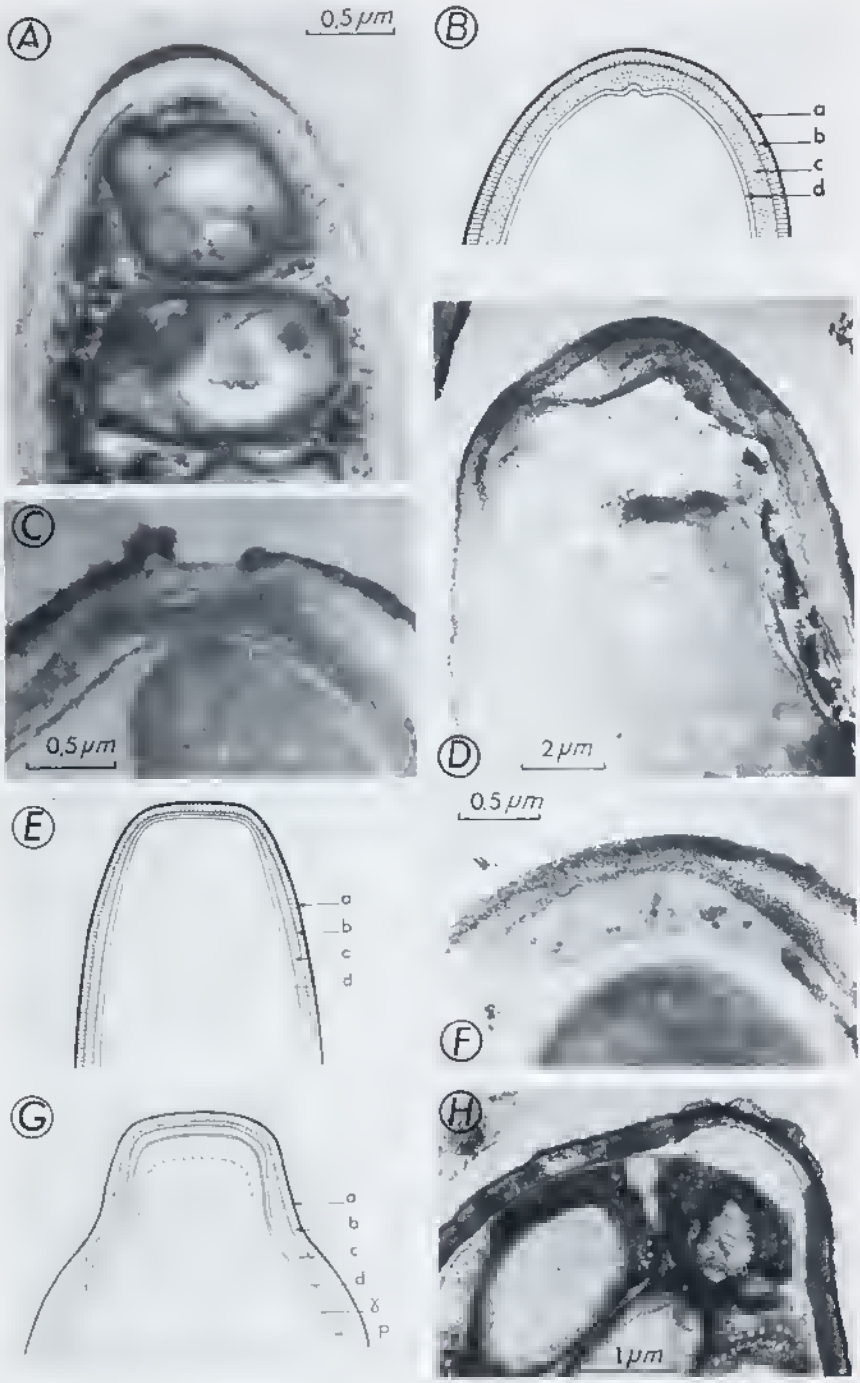
vers l'extérieur. Cette disposition caractéristique en draperie, se rencontre dans la paroi des asques bituniqués des Loculoascomycètes (REYNOLDS 1971).

Au sommet de l'asque la couche d de la paroi se modifie. D'une part elle s'épaissit et constitue un bourrelet sous-apical enserrant le sommet de l'épiplasme, réduit à un étroit goulot; d'autre part elle apparaît subdivisée en deux sous-couches, une sous-couche externe, d_1, d'aspect analogue à la couche d de la paroi latérale de l'asque, et une sous-couche interne d_2, de texture finement grenue.

Sur les coupes axiales le sommet de l'épiplasme est trifide; ce qui indique la présence d'un oculus entouré d'un pendentif. Il y a donc un dôme apical très étroit qu'aucune structure particulière n'individualise du bourrelet sous-apical. Ce dernier présente parfois une série de replis peu profonds sur sa face interne.

La structure générale de l'appareil apical du type *Rhytidhysterium* peut être rapprochée de celle du type *Stictis* (présence d'un bourrelet apical dans

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

lequel la couche d se subdivise, dôme apical dépourvu de différenciation interne). Mais ici le bourrelet sous-apical n'a pas la même texture. Le dôme apical est indistinct et, surtout, la déhiscence est celle des asques bituniqués-nassascés («Jack in the box»).

L'appareil apical du *Catinella olivacea* (Pl. 6 C, D) peut être considéré comme une variante du type *Rhytidhysterium* chez laquelle le bourrelet sous-apical est beaucoup plus allongé vers la base de l'asque et ne comporte qu'une sous-couche d_2 d'épaisseur réduite. A la base du dôme l'oculus n'a pas été observé. Le mode de déhiscence n'est pas connu.

Dans le genre *Melaspilea*, fréquemment lichénisant, le volumineux épaississement apical des asques, constitué pour l'essentiel par la couche d de la paroi de l'asque, présente des replis á sa face inférieure (BELLEMERE 1971) (Pl. 6 B). Son interprétation est délicate. On peut en effet considérer que cet appareil apical est constitué par un bourrelet sous-apical court, mais très épais, auquel cas il se rapproche de celui des *Catinella*. Mais on peut aussi envisager qu'il corresponde á un pendentif hypertrophié, flanqué d'un étroit bourrelet sous-apical, ce qui l'apparenterait plutôt au type *Leotia*. Des documents ontogéniques seraient indispensables pour pouvoir trancher la question.

10. LE TYPE *ORBILIA* (Pl. 7 A á C)

Dans ce type les couches c et d de la paroi de l'asque ne sont pas épaissies au sommet de celui-ci. Il n'y a donc ni dôme apical ni bourrelet sous-apical. Il n'y a pas non plus d'anneaux différenciés. Un *Orbilia* sp. (Pl. 7 A) a montré toutefois une réactivité plus grande des couches a et b de l'asque á l'apex de celui-ci où elles constituent une sorte de mince coiffe revêtue d'un périascus.

Sur des coupes en principe axiales, les asques d'une espèce qui est sans doute le *Durella atrocyanea* n'ont montré aucune différenciation de leur paroi apicale (Pl. 7 C).

11. LE TYPE *PROPOLIS* (Pl. 7 E á H)

C'est le net amincissement des couches c et d de la paroi apicale de l'asque (sans modification des couches a et b) qui caractérise ce type rencontré chez le

Pl. 7. — A: Appareil apical de l'asque d'un *Orbilia* sp. (technique de THIÉRY). — B: Schéma de l'appareil apical des asques du type *Orbilia*. — C: Appareil apical de l'asque d'une espèce qui est sans doute le *Durella atrocyanae*. (techuique de THIÉRY). — D: Appareil apical de l'asque du *Rhabdocline pseudotsuga* (technique de THIERY). — E: Schéma de l'appareil apical des asques du type *Propolis*. — F: Appareil apical de l'asque du *Propolis versicolor* (technique de THIÉRY). — G: Schéma de l'appareil apical des asques du *Nemacyclus niveus*. — H: Appareil apical de l'asque du *Nemacyclus niveus* (cf. BELLEMERE 1975, fig. 3 F) (technique de THIÉRY). (a, b, c, d: couches de la paroi de l'asque; p: plasmalemme de l'asque; γ: calotte épiplasmique).

Source : MNHN, Paris

Propolis versicolor (= P. faginea) et chez lequel aucune différenciation analogue à un anneau n'est observable au sommet de l'asque (Pl. 7 E, F).

Le *Pseudopeziza trifolii* paraît être d'un type analogue, ainsi que le *Trichoscyphella (= Lachnellula) calycina* et le *Didymascella (= Keithia) thujina*. Ces deux dernières espèces ont cependant des asques dont la paroi latérale est pourvue d'une couche d plus épaisse que celle du *Propolis versicolor*.

Le sommet de l'asque du *Nemacyclus niveus* (Pl. 7 G, H) présente une structure analogue à celui du *Propolis versicolor*, mais la paroi apicale est séparée du sommet des ascospores par une masse de substance amorphe, non réactive au rest de THIÉRY, qui occupe le sommet de l'épiplasme et correspond donc à une calotte épiplasmique au sens de CHADEFAUD (1972). Cette calotte s'amincit considérablement vers le bas et se prolonge sur le flanc de l'asque par un fin liseré appliqué à la face interne du plasmalemme. La déhiscence de l'asque, qui s'effectue par un pore, ne paraît pas affectée par la présence de la calotte épiplasmique.

Un appareil apical du même type que celui du *Nemacyclus niveus* a été observé chez un *Lasiostictis fimbriata* développé sur aiguilles de pin.

12. LE TYPE *RHABDOCLINE* (Pl. 7 D)

Les asques du *Rhabdocline pseudotsuga* (Pl. 7 D), comme ceux du type *Propolis*, présentent un amincissement des couches c et d de leur paroi au niveau de leur apex. Mais, sur leur flanc, la couche d de la paroi est bien individualisée et même assez épaisse. Elle est de plus, nettement stratifiée, ainsi d'ailleurs que la couche c.

Ces caractères se retrouvent chez le *Crumenulopsis (= Crumenula) sororia* et chez le *Neogodronia bresadolae* (1).

III. DISCUSSION

On dégagera ici quelques remarques relatives à la constitution générale de l'appareil apical des asques chez les Discomycètes Inoperculés, à l'importance systématique de cet appareil dans ce groupe, et, enfin, aux rapports entre les types d'appareils apicaux reconnus ici et ceux des autres Ascomycètes. Ces remarques seront seulement indicatives car le nombre d'espèces étudiées reste relativement limité, les études cytochimiques ont été très partielles et l'ontogénie des appareils apicaux n'a pas été envisagée.

(1) Appelé à tort *Encoeliopsis rhododendri* dans notre travail de 1967 (p. 631).

Source : MNHN, Paris

1. CONSTITUTION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL APICAL DE L'ASQUE CHEZ LES DISCOMYCETES INOPERCULÉS (Fig. 1)

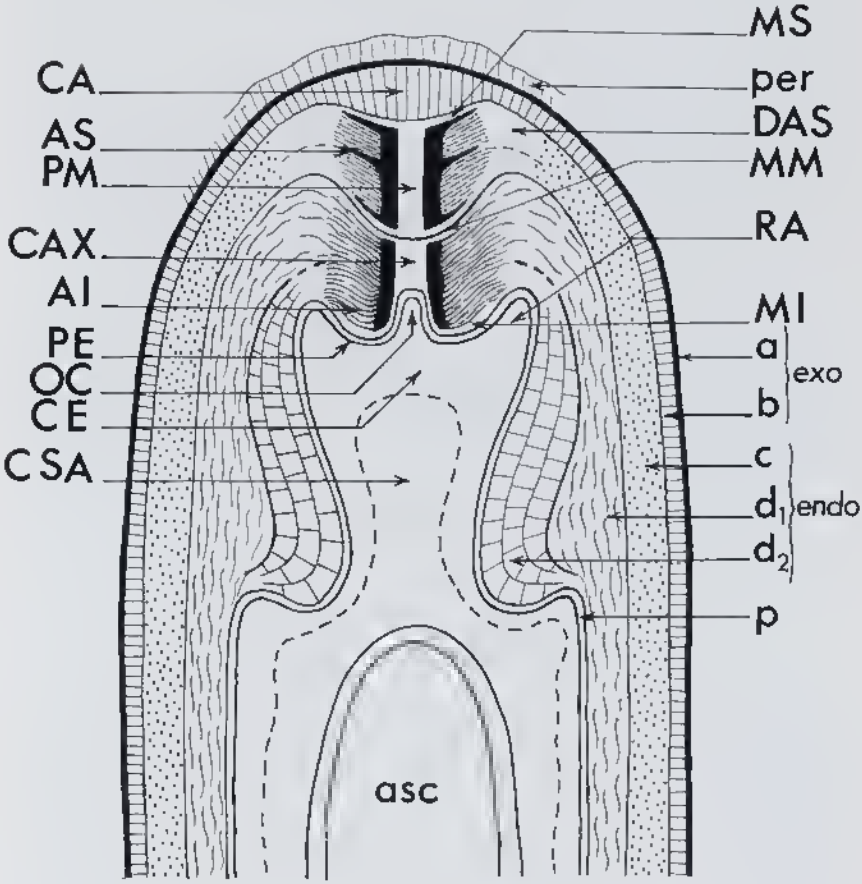


Fig. 1. — Éléments constitutifs de l'appareil apical des asques unituniqués-annellascés : schéma interprétatif.

a : couche a de la paroi de l'asque (exoascus externe); ai : anneau inférieur, contenu dans le pendentif du dôme apical; as : anneau supérieur, contenu dans la partie supérieure du dôme apical; asc : ascospore; b : couche b de la paroi de l'asque (exoascus interne); c : couche c de la paroi de l'asque (endoascus externe); ca : coussinet apical; cax : cylindre axial, qui occupe en partie l'axe de l'anneau inférieur; ce : calotte épiplasmique; csa : chambre sous-apicale; d_1, d_2 : sous-couches de l'endoascus interne (couche d); das : partie supérieure du dôme apical; endo : endoascus; exo : exoascus; oc : oculus; mi : ménisque inférieur; mm : ménisque moyen; ms : ménisque supérieur; p : plasmalemme de l'asque; pe : pendentif du dôme apical; per : périascus; pm : pseudomanubrium occupant l'axe de l'anneau supérieur; ra : rainure annulaire de l'épiplasme, cernant la base du dôme apical.

Source : MNHN, Paris

a) Chez la majorité des Discomycètes Inoperculés l'appareil apical est formé par un épaississement des couches c (endoascus externe) et d (endoascus interne) de la paroi de l'asque qui constituent un dôme apical. Celui-ci est garni, en général, de deux anneaux superposés, riches en polysaccharides (en principe amyloïdes). L'anneau supérieur est contenu dans la partie supérieure du dôme et l'anneau inférieur dans le pendentif du dôme. En général la partie supérieure du dôme apical est relativement peu développée et l'anneau supérieur n'est donc pas volumineux. L'importance du pendentif du dôme est très variable. Il peut être de taille à peu près équivalente à celle de la partie supérieure du dôme (types *Pezicula*, *Bulgaria*) ou bien être réduit ou même absent (type *Hypoderma*); quelquefois il est hypertrophié (type *Sclerotinia*). Par suite l'anneau inférieur est plus ou moins développé : absent dans le type *Hypoderma*, de taille moyenne dans les types *Pezicula* et *Bulgaria*, celui-ci est très important dans le type *Sclerotinia* où l'on peut y reconnaître une partie basse et une partie haute.

L'oculus, formé par le sommet de l'épiplasme saillant vers le haut dans la partie axiale de la base du pendentif, est quelquefois relativement large (cas des *Godronia*). Le cylindre axial qui occupe en partie l'axe de l'anneau inférieur n'est vraiment allongé que chez le type *Sclerotinia*. Le pseudomanubrium qui le surmonte est généralement court.

Les deux anneaux n'ont pas toujours la même structure, celle de l'anneau inférieur étant souvent plus grossière.

Parfois, alors que le dôme est bien développé, l'un des anneaux n'est pas différencié, ou l'est partiellement (cas des *Ciboria* par exemple). Les deux anneaux peuvent faire entièrement défaut (cas des *Leotia*).

L'importance du dôme apical n'est pas en relation directe avec l'épaisseur des couches c et d dans la paroi de l'asque. Ainsi le pendentif (couche d) est hypertrophié dans le type *Sclerotinia* alors que la couche d de la paroi latérale de l'asque est indistincte. Au contraire le type *Pezicula* n'a qu'un pendentif de moyenne importance tandis que, sur le flanc de l'asque, la couche d de la paroi est épaisse.

L'exoascus interne (couche b de la paroi) n'intervient que faiblement dans l'épaississement apical et s'épaissit rarement en un coussinet apical distinct (type *Therrya*). Il n'y a jamais d'anneau différencié dans ce coussinet. La couche a de la paroi (exoascus externe) n'est jamais épaissie de façon notable au sommet de l'asque mais le périascus est souvent important (*Pezicula*, *Bulgaria*, *Sclerotinia* par exemple).

b) Certains Discomycètes Inoperculés ont des asques dépourvus de tout épaississement apical. Le coussinet apical, le dôme apical et son pendentif font alors défaut; il n'y a pas de différenciation d'anneaux apicaux (*Durella atrocyanea*). Parfois c'est seulement la couche a de la paroi qui est un peu renforcée (certains *Orbilia*).

Il arrive que les couches c et d de la paroi s'amincissent au sommet de l'asque (*Propolis*), même si elles sont relativement épaisses sur le flanc de celui-ci (*Rhab-*

Source : MNHN, Paris

docline).

c) Enfin chez quelques Discomycétes Inoperculés l'appareil apical comporte non seulement le dôme apical et son pendentif mais aussi un bourrelet sous-apical, formé par la couche d de la paroi et souvent subdivisé en deux sous-couches.

Le dôme peut alors contenir deux anneaux, ou un seul (anneau du pendentif dans le type *Vibrissea*), ou en être dépourvu (type *Stictis*). Le dôme est très étroit, presque virtuel, dans le type *Rhytidhysterium* et ses variantes.

Le bourrelet sous-apical présente souvent des différenciations au niveau de l'une ou l'autre des sous-couches de sa paroi. Ainsi les constituants de la sous-couche d_1 sont subparalléles au flanc de l'asque dans le type *Vibrissea*, ou se disposent en «draperies» dans le type *Rhytidhysterium*. Ceux de la sous-couche d_2 sont orthogonaux á la paroi de l'asque dans le type *Stictis*.

En résumé, les rapports structuraux entre les éléments constitutifs de l'appareil apical des Discomycétes Inoperculés sont indiqués sur le schéma d'organisation générale de cet appareil (Fig. 1). Ce schéma (analogue á celui que nous avons donné en 1975) reprend celui qui a été établi par PARGUEY-LEDUC & CHADEFAUD (1963) en y apportant quelques précisions fournies par la microscopie électronique. En particulier la paroi de l'asque a été figurée avec quatre couches : le pseudomanubrium et le cylindre axial ont été considérés comme des éléments solides appartenant respectivement aux couches c et d de la paroi.

2. LES DIVERS TYPES D'APPAREILS APICAUX ET LA SYSTÉMATIQUE DES DISCOMYCETES INOPERCULÉS

L'ultrastructure de l'appareil apical paraît être un critère susceptible de caractériser les genres. On a pu constater en effet, au cours de cette étude, que les appareils apicaux de diverses espéces d'un même genre ne sont que des variantes d'un même type. Il en est ainsi par exemple dans les genres *Rutstroemia*, *Pezicula*, *Geoglossum*, mentionnés plus haut. Ceci peut paraître contestable pour le genre *Ascocoryne* car les asques de l'*A. cylichnium* et de l'*A. sarcoides* ont des appareils apicaux un peu différents; mais est-il bien établi par ailleurs que ces deux espéces soient congénériques ? L'étude systématique de grands genres difficiles tels que *Dasyscyphus*, *Hymenoscyphus* ou *Tapesia* serait sans doute améliorée si l'ultrastructure de l'appareil apical était prise en considération.

Au niveau de la famille on constate que les genres de certaines familles ont des asques dont les appareils apicaux appartiennent à un même type. Ainsi chez les Hypodermatacées les genres *Lophodermella*, *Coccomyces* et *Rhytisma* ont des appareils apicaux du type *Hypoderma*. Chez les Sclérotiniacées, les genres *Rutstroemia* et *Ciboria* ont des appareils apicaux de type *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*). Inversement certaines familles, déjá considérées comme hétérogènes á d'autres points de vue, et cependant conservées pour des raisons pratiques, ont des asques dont les appareils apicaux sont de types différents.

Source : MNHN, Paris

Chez les Géoglossacées par exemple, le *Mitrula paludosa* est du type *Bulgaria*; les *Geoglossum* et *Microglossum* sont du type *Pezicula*; le *Spathularia* évoque le type *Hypoderma*. De même, la distinction entre les types *Vibrissea* et *Stictis* paraît confirmer une certaine hétérogénéité des Ostropacées (BELLEMERE 1960, 1967).

Certains genres, actuellement placés dans des familles différentes sur la base de critères autres que ceux des asques, et cela de façon apparemment justifiée, ont cependant des appareils apicaux de types voisins. Tel est le cas, d'une part, des genres *Sclerotinia (= Whetzelinia)*, *Neobulgaria*, *Hymenoscyphus* et *Encoelia*, et, d'autre part, des genres *Bulgaria*, *Mollisia (= Tapesia)*, *Chlorociboria*, *Godronia* et *Trochila*. Cette contradiction doit inciter à examiner de près non seulement l'ultrastructure des asques mais aussi les critères actuels de la classification, qui sont surtout d'ordre anatomique et ne tiennent pas assez compte de l'ontogénie des fructifications (ou des formes imparfaites).

Il nous paraît également important de remarquer que les grands types d'appareils apicaux reconnus ici ne sont pas extrêmement tranchés les uns des autres. Dans chaque type existent des variantes, qui, pour une part, relient celui-ci à des types voisins. L'appareil apical de l'asque n'apparaît pas comme une structure rigoureusement fixée en grands types parfaitement indépendants, résultant donc d'une évolution déjà ancienne, maintenant plus ou moins achevée. Les transitions entre les différents types indiquent au contraire que cette évolution n'est pas terminée et que l'étude comparée des divers types d'appareils apicaux des asques des Inoperculés est susceptible de fournir des éléments en vue d'une reconstitution de l'histoire naturelle de ce groupe.

Il faut remarquer aussi que le mode de déhiscence des asques n'est pas un critère systématique à négliger dans la mesure où une relation peut être envisagée entre la structure de l'appareil apical et le mode de déhiscence des asques. D'une façon générale, celle-ci paraît en relation avec les caractères de la couche d de la paroi. En effet, la déhiscence s'effectue par un pore banal lorsque cette couche est faiblement développée ou qu'elle paraît absente à l'apex de l'asque (types *Bulgaria*, *Hypoderma* ou *Propolis* par exemple). Il en est de même lorsque cette couche, relativement développée au sommet de l'asque, régresse à maturité (cas probable du type *Vibrissea*). Par contre lorsque la couche d persiste à maturité on peut observer une déhiscence soit par éversion (type *Sclerotinia*) soit du type «Jack in the box» (type *Rhytidhysterium*).

La distinction faite anciennement chez les Inoperculés entre des asques à «foramen marginé» (cf. BOUDIER 1907) est intéressante à cet égard car elle prend en considération dans le domaine systématique, l'éversion éventuelle du sommet de l'asque lors de la déhiscence de celui-ci.

Source : MNHN, Paris

3. RAPPORTS ENTRE LES DIVERS TYPES D'APPAREILS APICAUX DES ASQUES DES DISCOMYCETES INOPERCULÉS ET CEUX D'AUTRES ASCOMYCETES

a) La plupart des asques étudiés ici se rangent dans le groupe des Unituniqués Annellascés. Parmi ceux-ci certains sont typiques car leur endoascus est en effet pratiquement constitué par la seule couche c de la paroi de l'asque (la couche d étant très mince, sinon absente) et leur appareil apical comporte un dôme apical pourvu d'un pendentif et renfermant un double anneau apical. C'est le cas en particulier des asques dont l'appareil apical est du type *Sclerotinia* ou du type *Bulgaria*. Les données de la bibliographie semblent indiquer que l'appareil apical de nombreux Eupyrénomycètes peut être rattaché à ce dernier type. Ainsi celui des Xylariales en diffère seulement, semble-t-il, par un pendentif plus saillant vers le bas dans le sommet de l'épiplasme, l'épaississement apical de la couche d de la paroi étant plus considérable au sommet de l'asque (GREENHALGH & EVANS 1967, SCHRANTZ 1970, BECKETT & CRAWFORD 1973, GRIFFITHS 1973, SCHRANTZ & BOISSIERE 1974). L'appareil apical des Sordariales paraît, lui-aussi, apparenté au type *Bulgaria* (REEVES 1971, GRIFFITHS 1973). Sans doute en est il de même de certains *Nectria* (GRIFFITHS 1973).

Quelques Discomycètes Inoperculés ne sont pas des Unituniqués parfaitement typiques, soit que leur dôme apical dépourvu de pendentif ne contienne qu'un seul anneau (type *Hypoderma*) soit que leur dôme ne contienne pas d'anneau (type *Therrya*), soit que les couches c et d de la paroi ne soient pas épaissies ou soient même amincies au sommet de l'asque (type *Orbilia*, type *Propolis*); mais cependant ils sont tous typiquement unituniqués car l'endoascus de la paroi latérale de leurs asques est constitué par la seule couche c de la paroi.

b) Certains asques inoperculés, tels ceux des *Pezicula*, bien que pourvus d'un dôme apical renfermant un double anneau, ne sont pas, à la lettre, des unituniqués typiques car l'endoascus de la paroi latérale de leurs asques est nettement formé des deux couches c et d, bien distinctes et relativement épaisses. On ne peut placer ces asques parmi les «Bituniqués» car, au sens habituel où on emploie ce terme il est synonyme de «Nassascés» et sous-entend que les asques de ce groupe sont pourvus d'une nasse apicale et que leur déhiscence est du type «Jack in the box». Ce n'est pas le cas des *Pezicula* dont il est question ici.

De tels asques, dont l'endoascus est pourvu d'une couche d distincte et relativement épaisse mais qui ne sont pas des Bituniqués-Nassascés, se rencontrent non seulement dans le type *Pezicula* mais aussi dans le type *Rhabdocline*. Ils sont sans doute relativement fréquents chez les Inoperculés et on peut les rencontrer chez certains Lichens. Une étude ultrastructurale sommaire des asques du *Baeomyces roseus* nous a montré en effet que ceux-ci s'apparentent au type *Pezicula* (Pl. 8 B).

Source : MNHN, Paris

Pour l'instant on ne dispose pas de documents suffisants pour déterminer si ces asques des types *Rhabdocline* et *Pezicula* doivent être considérés comme des variantes du type Unituniqué-Annellascé ou s'ils constituent un groupe d'asques autonome distinct à la fois de ce dernier groupe et des Bituniqués-Nassascés.

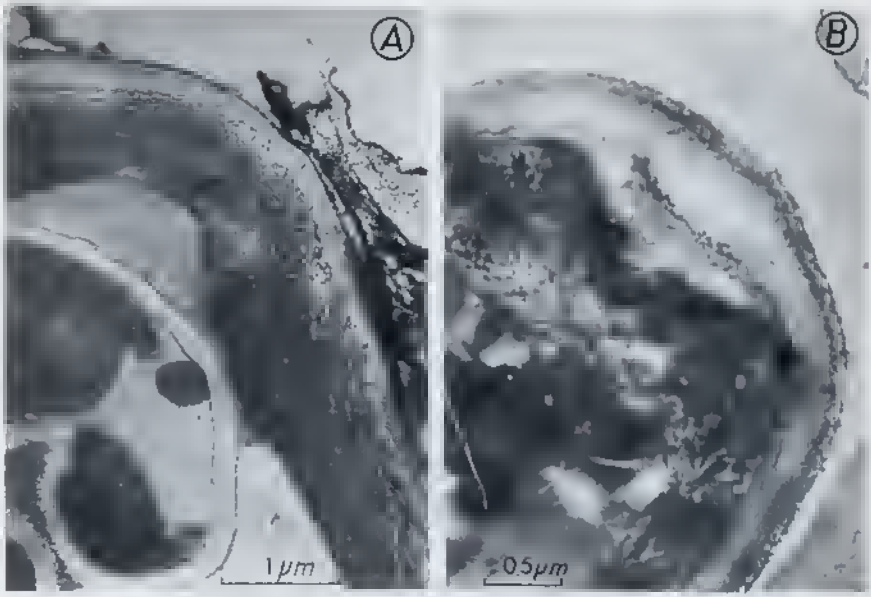
c) Relativement aux asques Bituniqués-Nassascés, qui caractérisent les Loculoascomycètes et que l'on rencontre chez de rares Discomycètes Inoperculés tels que le *Patellaria atrata* (CHADEFAUD 1946 b), se pose le problème du type *Rhytidhysterium* défini plus haut. Comme on l'a vu, ce type présente les caractéristiques générales des Bituniqués-Nassascés, à l'exception, peut-être, de la nasse apicale qui n'y a pas été signalée. On observe en effet que l'épaisse paroi latérale des asques comporte un endoascus formé des deux couches c et d (avec une structure en «draperies» de cette dernière); la déhiscence est de type «Jack in the box» et la paroi apicale des asques est fortement épaissie autour de l'étroit goulot formé par le sommet de l'épiplasme. Ce goulot est classiquement considéré comme un oculus chez les Bituniqués-Nassascés (cf. CHADEFAUD 1973), mais, dans le type *Rhytidhysterium*, nous l'avons interprété comme une chambre sous-apicale couronnée par un dôme apical très étroit dont l'oculus est pratiquement virtuel. Si chacune de ces interprétations est exacte le type *Rhytidhysterium* doit être nettement distingué des Bituniqués-Nassascés puisque le sommet des asques y est construit de façon différente. Mais si l'étroit goulot de l'épiplasme a la même signification chez les Nassascés et chez le *Rhytidhysterium* (qu'il s'agisse soit d'un oculus soit d'une chambre sous-apicale) alors le type *Rhytidhysterium* doit être intégré aux Bituniqués Nassascés. Nous n'avons pu trancher la question faute de comparaison avec les asques d'un Nassascé typique tel que le *Patellaria atrata* dont nous n'avons pu obtenir de coupes ultrafines satisfaisantes.

d) Parmi les asques des Discomycètes Inoperculés les types *Vibrissea* et *Stictis* sont originaux par la présence conjointe d'un bourrelet sous-apical nettement structuré et d'un dôme apical qui peut éventuellement renfermer un anneau (type *Vibrissea*). Peut-être faut-il rapprocher de ces deux types les asques de certains Eupyrénomycètes, tels ceux des *Diaporthe* (GRIFFITHS 1973) qui possèdent un dôme apical avec anneau mais dont le bourrelet sous-apical ne présente pas de différenciation interne; ils évoquent l'*Heyderia abietis* mentionné plus haut.

D'autre part, l'examen succinct en microscopie électronique de Lichens appartenant aux genres *Physcia, Usnea, Parmelia* et *Ramalina* (Pl. 8 A) a permis d'observer des asques pourvus d'un dôme apical et d'un bourrelet apical. Alors que le dôme n'a pas montré clairement de différenciation interne, le bourrelet présente une structure assez analogue à celle du bourrelet sous-apical du type *Vibrissea*. Or les asques de ces Lichens sont rattachés au type archéascé (LETROUIT-GALINOU 1973; CHADEFAUD 1973).

L'épaississement apical de certains asques archéascés pourrait donc être interprété comme un bourrelet apical limitant une chambre sous-apicale, d'ordi-

Source : MNHN, Paris



Pl. 8. — A : Appareil apical de l'asque d'un *Usnea* sp. (technique de THIÉRY). — B : Appareil apical de l'asque du *Baeomyces rufus* (technique de THIÉRY).

naire assez large et peu élevée, que couronne un dôme apical relativement réduit, structuré ou non.

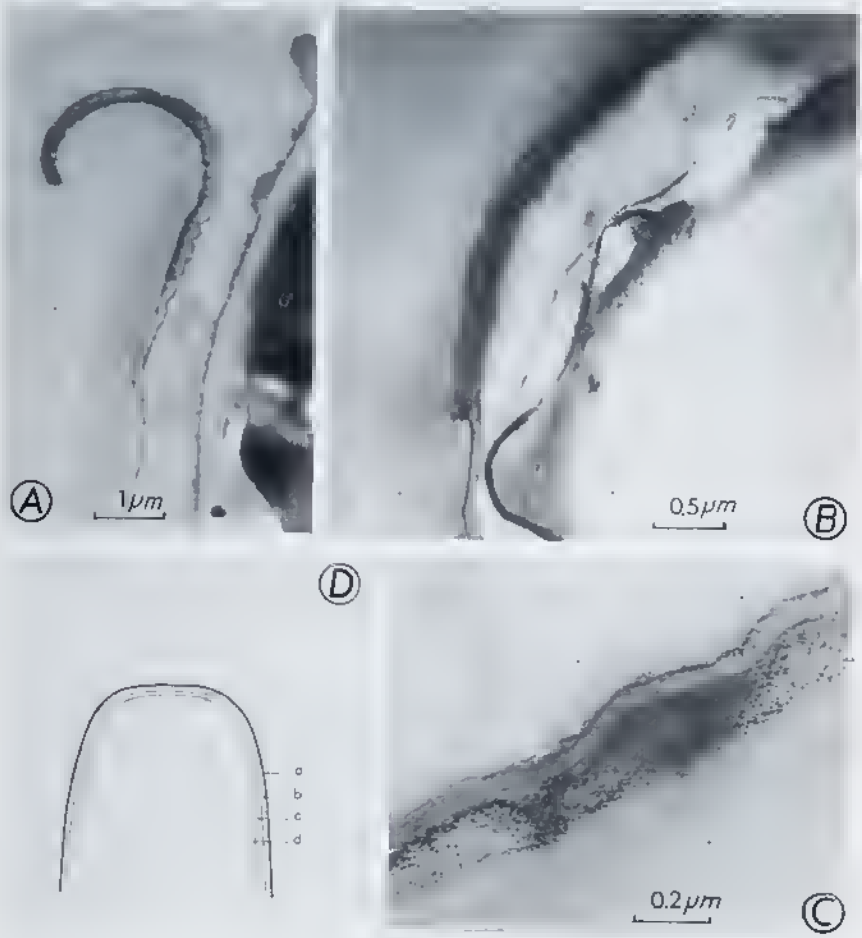
Les asques de certains Discomycètes Inoperculés, tels ceux des Ostropales (groupe auquel sont rattachés les *Stictis* et les *Vibrissea*), présentent donc des affinités avec des asques de type archéascé. La parenté établie entre les Ostropales et certains Lichens sur la base de l'ontogénie de l'ascocarpe et de la morphologie des asques (LETROUIT-GALINOU 1966, HENSSEN & JAHNS 1974) se trouve donc confirmée.

e) La comparaison entre les asques des Discomycètes Inoperculés et ceux des Operculés a été faite depuis longtemps en microscopie photonique. On sait en effet que l'appareil apical des asques des Discomycètes Operculés a été considéré par CHADEFAUD (1973) comme une variante du type Unituniqué-Annellascé chez laquelle il y a eu suppression complète des anneaux apicaux et réduction du pendentif à une petite crête circulaire entourant un très large oculus.

L'examen des données bibliographiques concernant l'ultrastructure des asques Operculés (SCHRANTZ 1970, WELLS 1972, VAN BRUMMELEN 1974 et 1975, SAMUELSON 1975) et l'étude en microscopie électronique de deux espèces de *Peziza* (probablement *P. badia* et *P. petersii*) permettent de confirmer cette interprétation (Pl. 9).

Source : MNHN, Paris

L'ultrastructure de la paroi latérale des asques des *Peziza* est bien en effet de type unituniqué. L'endoascus, qui constitue l'essentiel de la paroi, ne comporte que la couche c; tout au plus peut-on considérer la très mince partie basilaire de cette couche, qui est un peu plus réactive par la technique de THIÉRY, comme une couche d particulièrement réduite. L'exoascus comporte deux couches; sa couche profonde (b), particulièrement mince, réagit peu au test de THIÉRY; sa couche externe (a) se réduit à un fin liseré assez dense, recouvert d'un périascus assez compact mais pauvre en polysaccharides.



Pl. 9. — A : Opercule rebroussé et ascospore en voie de libération au sommet de l'asque d'un *Peziza* (sans doute *P. badia*) (technique de THIÉRY). — B : Opercule, avant déhiscence, et ascospore au sommet d'un asque d'un *Peziza* (sans doute *P. petersii*) (technique de THIÉRY. — C : Détail de l'opercule de l'asque d'un *Peziza* (sans doute *P. petersii*) (technique de THIÉRY). — D : Schéma de l'appareil apical des asques opercules du type *Peziza* (technique de THIÉRY). (a, b, c, d : couches de la paroi de l'asque).

Source : MNHN, Paris

Au sommet de l'asque, assez plat, le périascus se développe; les couches a et b de la paroi deviennent peu distinctes; la couche c s'amincit de façon notable; la couche d s'individualise. La partie supérieure de celle-ci est riche en polysaccharides; elle constitue une sorte de galette á surface inférieure irrégulièrement onduleuse dont la périphérie est occupée par une zone annulaire trés étroite, plus réactive au test de THIÉRY. C'est du côté interne de cette zone annulaire que se détache l'opercule qui comporte donc les quatre couches de la paroi et le périascus (Pl. 9 A). Chez les *Peziza* étudiés ici, la déhiscence s'effectue le long du côté interne de cette zone annulaire de la même façon que le pore apical des asques des Inoperculés s'ouvre sur le côté interne des anneaux apicaux. La zone annulaire occupe donc l'emplacement de l'anneau inférieur (ou anneau du pendentif) puisqu'il est développé dans la couche d de la paroi. L'opercule est donc l'équivalent du pore apical des Inoperculés; mais, par rapport à ce dernier, il est élargi et aplati; en outre il ne se gélifie pas totalement á maturité.

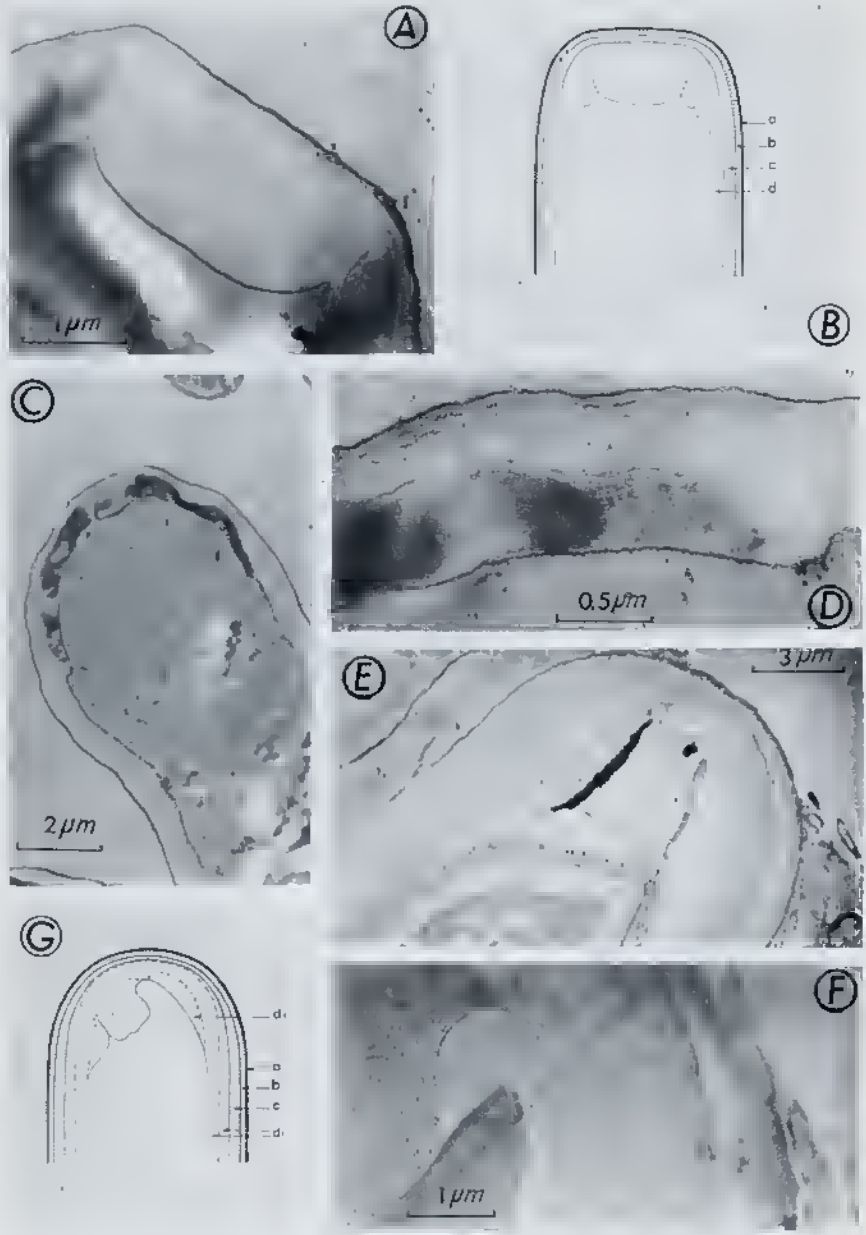
L'organisation de l'apex des asques des Operculés est donc conforme á l'interprétation de CHADEFAUD (1973) : l'appareil apical se réduit á un pendentif trés plat et peu distinct contenant l'anneau inférieur mal individualisé, décelable seulement en microscopie électronique; le cylindre axial de cet anneau, large et plat, n'est pas entiérement gélifié au moment de la déhiscence de l'asque.

D'aprés les études de VAN BRUMMELEN (1975), il semble que chez les asques de l'*Ascozonus woolhopensis* le cylindre axial encore plus élargi que chez les Operculés typiques, prend une forme convexe vers le haut, l'anneau étant alors rejeté en position sous-apicale. Mais au sommet de l'asque c'est la partie médiane de ce cylindre qui se gélifie en un pore étroit et non une zone circulaire bordant le côté interne de l'anneau. Ces asques sont donc du type Operculé par l'élargissement du cylindre axial de l'anneau et se rapprochent du type Inoperculé par leur déhiscence au moyen d'un pore étroit; mais contrairement á ce qui a lieu chez les Inoperculés ce dernier ne s'établit pas sur toute la largeur du cylindre axial.

L'organisation de l'apex des asques des Sarcoscyphales (= Suboperculés, = Parnoperculés) étudiée d'abord en microscopie photonique par CHADEFAUD (1946 b) et LE GAL (1946 a, b) a été interprétée par CHADEFAUD (1946 b, 1960, 1973) comme étant analogue á celle des Operculés typiques, á cette différence prés que leur pendentif est trés développé. Les études ultrastructurales faites par SAMUELSON (1975) et VAN BRUMMELEN (1975) et nos propres observations (Pl. 10) confirment ce point de vue.

L'épaississement apical des asques du *Sarcoscypha coccinea* est dû, en effet, à un trés important développement de la couche d de la paroi (qui est déjá bien représentée dans la paroi latérale de l'asque) alors que les autres couches a, b, c ne sont pas modifiées á ce point de vue. Cet épaississement, peu réactif au test de THIÉRY, est finement stratifié et se trouve circonscrit par une profonde indentation circulaire, faiblement dissymétrique, qui le sépare d'un repli annulaire dans lequel les fibrilles de la couche d subissent une flexure importante tout en devenant plus riches en polysaccharides. C'est au niveau de cette inden-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

tation que se sépare le volumineux opercule.

Le repli annulaire correspond donc à un pendentif dont l'anneau est représenté par la zone de flexure des fibrilles de la couche d de la paroi. Comme chez les Operculés typiques l'opercule est constitué par le cylindre axial de l'anneau et les portions respectives des couches c, b et a de la paroi qui surmontent celui-ci.

En dehors de l'hypertrophie du pendentif, les asques du *Sarcoscypha coccinea* diffèrent aussi de ceux des Operculés par la présence d'un bourrelet sous-apical, qui circonscrit le pendentif vers le bas, et par le fait qu'ils ne sont pas des asques unituniqués parfaitement typiques puisque leur paroi latérale comporte une couche d assez épaisse. La présence d'un endoascus interne bien développé dans la paroi latérale de l'asque existe donc aussi bien chez des Operculés (type *Sarcoscypha*) que chez des Inoperculés (type *Pezicula* par exemple).

L'étude ultrastructurale de l'asque du *Cookeina tricholoma* confirme que son apex est du même type que celui du *Sarcoscypha coccinea*, ainsi que l'avait déjà indiqué CHADEFAUD (1973) à la suite d'études en microscopie photonique. L'axe du pendentif forme un épaississement apical plus saillant encore que celui du *Sarcoscypha coccinea* et beaucoup plus fortement dissymétrique. La profonde indentation circulaire qui sépare l'axe du pendentif de la partie périphérique de celui-ci est en effet relativement large et bien infiltrée d'épiplasme sur une des faces de l'asque, mais, sur l'autre, elle est plus ou moins complétement oblitérée. On n'observe pas d'anneau réactif au test de THIÉRY dans le pendentif. L'organisation de cet apex est analogue à celle du *Cookeina sulcipes* étudiée en microscopie électronique par SAMUELSON (1975) qui a aussi montré que des représentants des genres *Wynnea* et *Phillipsia* ont des asques du même type. En accord avec cet auteur, il nous apparaît, d'autre part, après examen ultrastructural que, par l'appareil apical de leurs asques, le *Pseudoplectania nigrella*, et le *Pythia vulgaris*, ne sont pas des Sarcoscyphacées mais des Operculés typiques.

D'après ce qui précède il est donc confirmé que l'apex des asques des Operculés (y compris les *Sarcoscypha* et genres apparentés) comporte les mêmes éléments structuraux que celui des Inoperculés. Chez les Operculés le dôme apical se réduit à un pendentif aplati, étalé par élargissement de sa partie axiale (cylindre axial), qu'entoure un anneau inférieur à peine distinct. Chez les Inoperculés au contraire le dôme apical est le plus souvent bien développé avec un pendentif assez haut, et, dans l'ensemble, peu étalé; ce pendentif contient généralement des anneaux différenciés dont l'axe est étroit.

Pl. 10. — A : Sommet de l'asque du *Sarcoscypha coccinea* (technique de THIÉRY). — B : Schéma de l'appareil apical de l'asque du *Sarcoscypha coccinea*. — C : Sommet d'un jeune asque du *Sarcoscypha coccinea* (technique de THIÉRY). — D : Détail de l'épaississement apical d'un jeune asque du *Sarcoscypha coccinea* (technique de THIÉRY). — E : Sommet d'asque du *Cookeina tricholoma* (technique de THIÉRY). — F : Détail d'un sommet d'asque du *Cookeina tricholoma* (technique de THIÉRY). — G : Schéma de l'appareil apical de l'asque du *Cookeina tricholoma*. (a, b, c, d_1, d_2 : couches de la paroi de l'asque).

Source : MNHN, Paris

Lorsque les asques des Inoperculés ont un sommet plat á paroi mince dépourvu d'anneaux, et qu'ils ressemblent en cela à ceux des Operculés, l'élargissement de l'apex, contrairement á ce qui se passe chez les Operculés, est dù á celui de la région qui correspond à l'anneau lui-même et non á la région axiale de l'anneau qui reste étroite, la déhiscence s'effectuant par un pore. L'aspect commun résulte donc d'une convergence. Par leur tendance évolutive particulière à un élargissement de la partie axiale du dôme apical les Operculés se trouvent paradoxalement plus éloignés des Inoperculés que ne le sont les Eupyrénomycétes.

L'étude de l'ultrastructure de l'appareil apical des asques peut donc apporter une contribution intéressante à une meilleure compréhension des Ascomycétes. Mais avant d'être en mesure d'avancer des conclusions qui ne soient pas trop hypothétiques il reste á acquérir des documents sur de nombreuses espèces et á compléter ceux dont on dispose en considérant l'ontogénie de l'appareil apical et en utilisant des techniques cytochimiques plus diversifiées.

Avec la collaboration technique de G. Payen.

BIBLIOGRAPHIE

BAYLISS-ELLIOTT J. S. & CHANCE H. C., 1920 - The conidia and paraphyses of *Peziza cuerita* Karst. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 6 : 353-354.

BECKETT A. & CRAWFORD R. M., 1973 — The development and fine structure of the ascus apex and its role during spore discharge in *Xylaria longipes*. *New Phytol.* 72 : 357-369.

BELLEMERE A., 1960 — Sur les asques des Ostropales. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 76, 1 : 69-82.

BELLEMERE A., 1967 — Contribution á l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes Inoperculés. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 83 : 395-640 et 753-931.

BELLEMERE A., 1969 — Quelques observations relatives à l'infrastructure de l'appareil apical des asques du *Bulgaria inquinans* Fr. (Discomycéte inoperculé). *C. R. Acad. Sc.* 268, série D : 2252-2255.

BELLEMERE A., 1971 — Les asques et les apothécies des Discomycètes biruniqués. *Ann. Sc. Nat. Bot. et Biol. Vég.* 12 : 429-464.

BELLEMERE A., 1975 — Étude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes inoperculés et des Hystériales. *Physiol. Vég.* 13, 3 : 393-406.

BOUDIER E., 1907 — Histoire et classification des Discomycétes d'Europe. Klincksieck éd., Paris.

Van BRUMMELEN J., 1974 — Light and electron microscopic studies of the ascus top in *Ascozonus Woolhopensis*. *Persoonia* 8, 1 : 23-32.

Van BRUMMELEN J., 1975 — Light and electron microscopic studies of the ascus top in *Sarcoscypha coccinea*. *Persoonia* 8, 3 : 259-271.

CAMPBELL R., 1973 — Ultrastructure of asci, ascospores ans spore release in *Lophodermella sulcigena* (Rost.) V. H. *Protoplasma* 78 : 69-80.

CHADEFAUD M., 1942 — Étude d'asques, II : structure et anatomie comparée de l'appareil apical des asques chez divers Discomycétes et Pyrénomycètes. *Rev. Mycol.* 7 : 57-88.

Source : MNHN, Paris

CHADEFAUD M., 1944 — Étude d'asques, IV. L'asque hémioperculé de *Leotia lubrica*. *Rev. Mycol.* 9 : 13-31.

CHADEFAUD M., 1946 a — Les asques paraopercules et la position systématique de la Pézize *Sarcoscypha carcinea* Fries ex Jacquin. *C. R. Acad. Sc.* 222, série D : 753-755.

CHADEFAUD M., 1946 b — Les asques à nasse apicale. *B. S. Bot. Fr.* 93 : 128-130.

CHADEFAUD M., 1960 — In EMBERGER & CHADEFAUD : 1. Les végétaux non vasculaires, Masson éd., Paris.

CHADEFAUD M., 1964 — Sur l'origine et la structure des asques du type annellascé. *C. R. Acad. Sc.* 244, série D : 299-301.

CHADEFAUD M., 1969 — Données nouvelles sur la paroi des asques. *C. R. Acad. Sc.* 268, série D : 1041-1044.

CHADEFAUD M., 1972 — La coiffe réfringente et la calotte épiplasmique des asques du type annellascé. *C. R. Acad. Sc.* 275, série D : 2335-2338.

CHADEFAUD M., 1973 — Les asques et la systématique des Ascomycètes. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 89 : 127-170.

CODRON D., 1974 — Étude ultrastructurale de quelques points du développement des asques du *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De Bary. *Ann. Sc. Nat. Bot. et Biol. vég.* 15 : 255-276.

CORLETT M. & ELLIOTT M. E., 1974 — The ascus apex of *Ciboria acerina*. *Can. J. Bot.* 52 : 1459-1463.

GREENHALGH G. N. & EVANS L. V., 1967 — The structure of the ascus apex in *Hypoxylon fragiforme* with reference to the ascospore release in this and related species. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 50 : 183-188.

GRIFFITHS H. B., 1973 — Fine structure of seven unitunicate pyrenomycete asci. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 60 : 261-271.

HENSSEN A. & JAHNS H. M., 1974 — Lichenes. Georg Thieme Verlag Stuttgart.

LE GAL M., 1946 a — Mode de déhiscence des asques chez les *Cookeina* et les *Leotia* et ses conséquences au point de vue phylogénétique. *C. R. Acad. Sc.* 222 : 755-757.

LE GAL M., 1946 b — Les Discomycètes suboperculés. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 62 : 218-240.

LETROUIT-GALINOU M. A., 1966 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des apothécies de quelques Discolichens. *Rev. Bryol. Lichénol.* 34 : 413-588.

LETROUIT-GALINOU M. A., 1973 — Les asques des Lichens et le type archéascé. *The Bryologist* 76, 1 : 30-47.

PARGUEY-LEDUC & CHADEFAUD M., 1963 — Les asques du *Cainia incarcerata* (Desm.) von Arx et Müller et la position systématique du genre *Cainia*. *Rev. Mycol.* 28, 3-4 : 200-234.

REEVES F. B., 1971 — The structure of the ascus apex in *Sordaria fimicola*. *Mycologia* 63 : 204-212.

REYNOLDS D. R., 1971 — Wall structure of a bitunicate ascus. *Planta* 98 : 244-257.

SAMUELSON D. A., 1975 — The apical apparatus of the suboperculate ascus. *Canad. J. Bot.* 53, 22 : 2660-2679.

SCHOKNECHT J. D., 1975 — Structure of the ascus apex and ascospore dispersal mechanisms in *Sclerotinia tuberosa*. *Trans. Brit. Myc. Soc.* 64, 2 : 358-362.

SCHRANTZ J. P., 1970 — Étude cytologique en microscopie optique et électronique de quelques Ascomycètes. II. La paroi. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 33 : 111-168.

SCHRANTZ J. P. & BOISSIERE J. C., 1974 — Étude comparée des parois des asques et des hyphes stromatiques du *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. : composition chimique, cytochimie. *Rev. Cytol. Biol. vég.* 37 : 107-126.

THIÉRY J. P., 1967 — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscopie* 6 : 987-1018.

Source : MNHN, Paris

WELLS K., 1972 — Light and electron microscopic studies of *Ascobolus stercorarius*. II. Asci and ascospore ontogeny. University of California Press, Berkeley.

Nous sommes spécialement heureux de pouvoir dédier cet article à notre Maître, Monsieur le Professeur M. CHADEFAUD, en modeste hommage et en témoignage de profonde gratitude pour la particulière bienveillance avec laquelle il a guidé nos recherches et nous a fait partager ses pénétrantes réflexions, nourries de son vaste savoir mycologique.

Source : MNHN, Paris

ON YUKONIA CARICIS AND SOME OTHER ASCOMYCETES

by J.A. von ARX *

In the course of the re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes (von ARX and MUELLER 1975), some species were encountered for which a decision concerning their classification into bitunicate or unitunicate Ascomycetes was hardly possible. Four such species possessing characters intermediary between the Dothideales (bitunicate Ascomycetes) and Sphaeriales (unitunicate Pyrenomycetes), are *Yukonia caricis* Sprague, *Rebentischia typhae* H. Fabre, *Buergenerula biseptata* (Rostr.) Syd. and *Magnaporthe salvinii* (Cattaneo) Krause & Webster. These species are ecologically similar; having been collected on monocotyledonous, grass-like plants growing under humid, marsh-like conditions. The ascomata are beaked perithecia which develop in the leaf or blade tissue of their respective host. The known diagnoses of the first two fungi are inadequate or incomplete and descriptions of them are given.

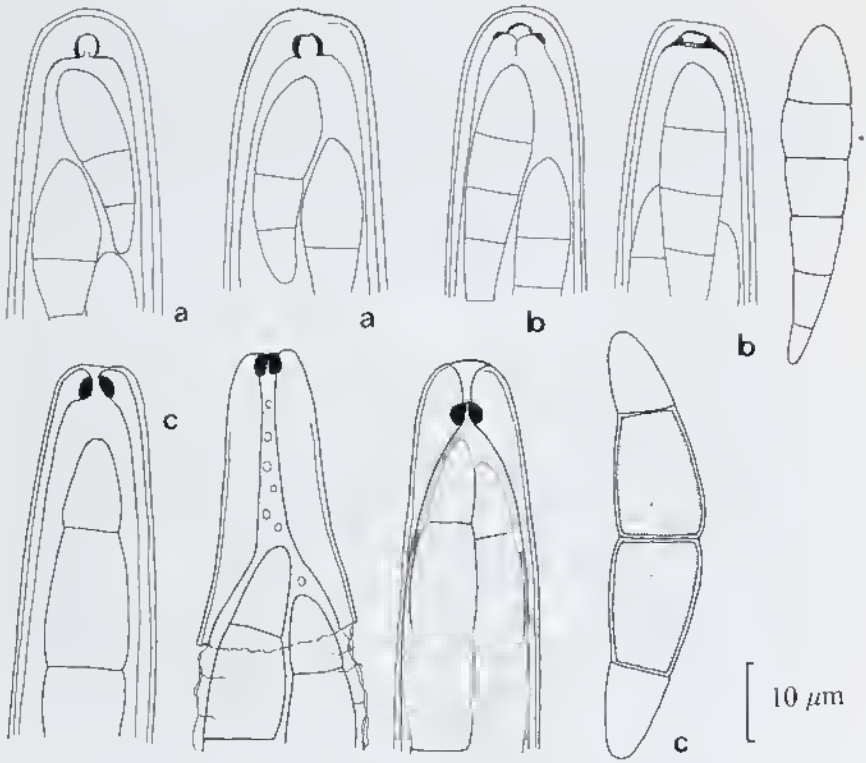
Buergenerula caricis (Sprague) v. Arx, comb. nov. (Fig. 1a, 3a, b, 2).

Basionym: *Yukonia caricis* Sprague - Res. Stud. Univ. Wash. 30: 2, 45. 1962.

The type specimen (WSP) consists of *Carex aquatilis* leaves collected in Alaska. Only a few leaf spots were found with fructifications of the fungus. The hyphae develop inter- and intra-cellularly within the killed host tissue and often form a plectenchymatous clypeus of pygmented cells in the epidermal host cells. Hyphae perforating the outer wall of the epidermal cells and the cuticle become superficially recurved and form conidia on scars, borne singly or in sympodial succession. The conidia are obpyriform or obclavate, truncate at the base, attenuate above, thick-walled, 2-celled, brownish, lighter at the tip and measure 30-46 X 9-12 µm. The ascomata develop in the cavities of the leaf, are spherical or ovate, with a conical or papillate ostiolum, 180-230 µm in diameter, 245-265 µm high. The wall of the ascomata is 15-22 µm thick

* Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn, the Netherlands.

Source : MNHN, Paris



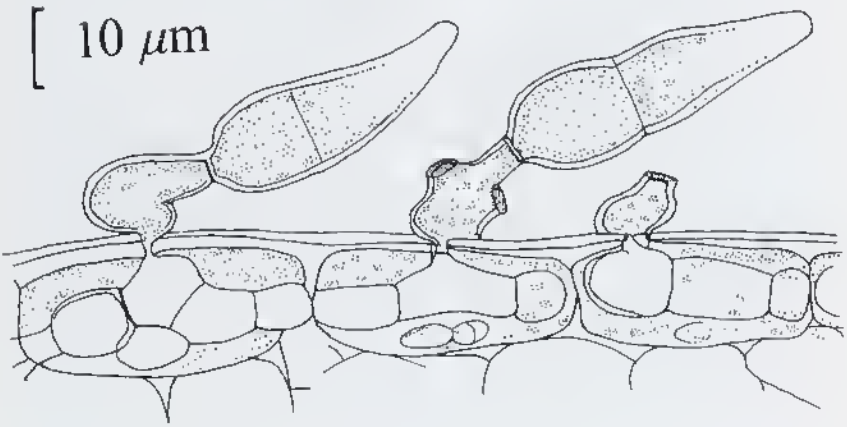


Fig. 1. — Apical parts of asci and ascospores of : a. *Buergenerula caricis*; b. *Buergenerula typhae*; c. *Magnaporthe salvinii*.

Fig. 2. — *Buergenerula caricis*, the conidial state.

Source : MNHN, Paris

and composed of several layers; the cells of the outer layers being isodiametric, the inner ones flattened. The ostiolar canal is lined with filamentous, apically slightly clavate, hyaline, 3-5 µm broad periphyses. The asci are cylindrical, apically rounded or truncate, subtended by a short, often knob-like stalk, measure 80-120 × 15-20 µm and contain 8 ascospores. The rather persistent, 2-layered wall of the asci is apically thickened, often 4-5 µm thick (fig. 1) and includes a ring-like, refractive, non-amyloid structure. The ascospores are clavate, often inequilateral or slightly curved, with 2 septa (one in the middle, one in the lower third), hyaline or greenish, 24-32 × 7-9 µm in size. Young ascomata contain vertical rows of 10-25 µm long and 5-7 µm broad, hyaline cells, which surround the asci as septate, band-like, evanescent paraphyses at a later stage.

This fungus is very close to *Buergenerula biseptata* (Rostr.) Syd., described and distributed by SYDOW (1936). This species is collected in Europe on *Carex vesicaria* and *C. acutiformis*. It causes leaf spots on which no conidial state could be found.

Buergenerula typhae (H. Fabre) v. Arx, comb. nov. (Fig. 1 b, 3 c).

Basionym : *Rebentischia typhae* H. Fabre - Ann. Sc. nat., Bot., sér. 6, 9 : 85. 1878.

Studied specimens were collected in the Netherlands on *Phragmites australis*. The ascomata were observed only on dead blades.

The ascomata develop within the host tissue, but may become erumpent or nearly superficial when the surrounding host tissue is disintegrated; they are spherical, dark brown, 380-650 µm in diameter and have a broad cylindrical or conical beak. The ostiolar canal is lined with filamentous, hyaline, 2-4 µm broad periphyses. The wall of the ascomata is 35-45 µm thick and may be thicker in the beak; the wall is plectenchymatous, brown, composed of many layers of flattened hyphal cells and often covered with dark hyphae. The asci are cylindrical or slightly fusiform, apically rounded or truncate, subtended by a short, often knob-like stalk, rarely without a stalk, measure 90-135 × 16-22 µm and contain 8 ascospores. The 2-layered wall of the asci is rather persistent and only slightly thickened towards the apex (2-3 µm thick). A dome-like structure surrounded by a refractive, non amyloid ring is visible at the apex of the ascus wall. The ascospores are clavate, 4 to 5 septate, hyaline of slightly brownish when mature and measure 34-50 × 7-11 µm. The paraphyses are filamentous, septate, often branched, hyaline and usually disappear at an early stage.

MUELLER (1950) maintained this fungus in *Rebentischia*. In *R. pomiformis* Karst. (= *R. massalongii* (Mout.) Sacc.), the type species of the genus, the ostiolar pore is not lined with periphyses and the ascospores are darker, each with an appendage-like, hyaline cell at their base.

A specimen on *Spartina alterniflora*, collected in Rhode Island, U.S.A., received from Dr. R. V. GASSNER, may represent the same species.

Source : MNHN, Paris

Fig. 3. — a, b. *Buergenerula caricis*, a. section of an ascoma; b. apical part of an ascus; c. *Buergenerula typhae*, apical part of asci; d. *Magnaporthe salvinii*, apical part of ascus and an ascus.

Source : MNHN, Paris

Magnaporthe salvinii (Cattaneo) Krause & Webster (Fig. 1 c, 3 d). Mycologia 64 : 110. 1972

conidial state : *Nakataea sigmoidea* (Cav.) Hara
sclerotial state : *Sclerotium oryzae* Cattaneo

Adequate descriptions of the conidial and the ascigerous states have been given by KRAUSE and WEBSTER (1972). The following observations may be added : The wall of the ascus is indistinctly 2-layered. It is apically thickened, 2-3 µm thick and has a ring-like, refractive, non amyloid body at the apex. The outer part of the wall around the apex is rather persistent, the central part is deliquescent and the inner, swollen part may elongate.

The pure cultures studied were isolated from leaf blades of *Oryza sativa* in California, U.S.A., received from R. K. WEBSTER. Mature perithecia were received on sterilized rice leaves in matings of CBS 726.74 X CBS 727.74.

In the four species, the bitunicate «jack in the box» behaviour of the asci could more or less be demonstrated and this would justify their classification in the Dothideales (Pleosporaceae). However similar «bitunicate» asci with apical refractive rings have been observed by PARGUEY-LEDUC and CHADEFAUD (1962) in Pyrenomycetes identified as *Melogramma spiniferum* and *Aglaospora* spec., which are classified in the Diaporthales (compare also CHADEFAUD 1973). KRAUSE and WEBSTER (1972) also based the classification of *Magnaporthe salvinii* in this order mainly because of the refractive ring in the apex of the ascus.

Von ARX and MUELLER (1975) classified the genera *Magnaporthe* and *Yukonia* in the Pleosporaceae of the Dothideales. This classification was based on the development and morphology of the ascomata and on the formation of dematiaceous conidial states. The development of the ascomata of *Magnaporthe salvinii* was studied by KRAUSE & WEBSTER (1972). The initials are pseudoparenchymatous, later sclerotium-like, showing coves of ascogonial hyphae. The centrum of the young ascoma is filled with pseudoparenchymal tissue of thin-walled cells arranged in vertical rows. The asci develop between these rows of cells, which remain as band-like «paraphyses». This development is typical for many Pleosporaceae, (e.g. PARGUEY-LEDUC 1966) but was also observed in some Ascomycetes classified in the Diaporthaceae (e.g. WEHMEYER 1937).

Conidial states with thick-walled, dark, large, many-celled conidia as in the unnamed state of *Buergenerula caricis* or in *Nakataea sigmoidea* may indicate a relation to Ascomycetes with similar conidia. Genera with such conidia in the Pleosporaceae are, for example, *Pyrenophora, Cochliobolus* or *Setosphaeria* with *Bipolaris, Drechslera, Curvularia* or *Exserohilum* conidial states. The *Coryneum* conidial state of *Pseudovalsa* or the *Stilbospora* conidial state of *Prosthecium*, however, are also rather similar, and these genera are usually classified in the Diaporthaceae. Typical genera of this family, such as *Diaporthe*, *Gnomonia* or *Valsa*, on the other hand usually include pycnidial conidial states

Source : MNHN, Paris

with small, hyaline conidia borne in basipetal succession from phialide-like cells (e. g. *Phomopsis* or *Cytospora*).

More study is necessary to ascertain the relationship between the genera *Buergenerula* and *Magnaporthe* and other ascomycetes. Are the above mentioned fungi intermediates between Pleosporaceae and Diaporthaceae, or are the Diaporthaceae (sensu MUELLER and von ARX 1973) heterogeneous and should some genera, such as *Pseudovalsa* and *Prosthecium* be excluded and transferred to the Pleosporaceae ?

REFERENCES

ARX J.A. & MUELLER E., 1975 — A re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes with keys to families and genera. *Stud. Mycol.* 9, 159 p.

CHADEFAUD M., 1973 — Les asques et la systématique des Ascomycètes. *Bull. Soc. mycol. Fr.* 89 : 127-170.

KRAUSE R.A. & WEBSTER R.K., 1972 — The morphology, taxonomy and sexuality of the rice stem rot fungus, *Magnaporthe salvinii (Leptosphaeria salvinii)*. *Mycologia* 64 : 103-114.

MUELLER E. & von ARX J. A., 1973 — Pyrenomycetes, Meliolales, Coronophorales, Sphaeriales. In AINSWORTH, G.C. et al., The Fungi IV A : 87-132.

PARGUEY-LEDUC A., 1966 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. *Ann. Sc. nat., Bot., Paris*, sér. 12, 7 : 505-690.

PARGUEY-LEDUC A. & CHADEFAUD M., 1962 — Les asques du *Cainia incarcerata* et la position systématique du genre *Cainia*. *Rev. Mycol.* 22 : 200-234.

SYDOW H., 1936 — Mycotheca germanica Fasc. LVII-LX (n° 2801-3000). *Ann. mycol.* 34 : 387-401.

WEHMEYER L.E., 1937 — Cultural life histories of *Melanconis* and *Pseudovalsa* III. The genus *Prosthecium*. *Pap. Michigan Acad. Sci.* 23 : 233-242.

Source : MNHN, Paris

CORRELATIONS BETWEEN CONIDIAL AND ASCIGEROUS STATE CHARACTERS IN PYRENOPHORA, COCHLIOBOLUS AND SETOSPHAERIA

by E.S. LUTTRELL *

A proposed classification of a group of fungi based on a pattern of correlated characters is essentially a working hypothesis. It predicts that as new fungi are added to the group, the correlation among characters will hold. If the predictions continue to be fulfilled, the taxon may assume the status of a law. If a predicted correlation does not hold, it is generally assumed that the classificatory hypothesis is incorrect and must be modified. The possibility remains, however, that it is the interpretation of the data rather than the classification that must be reexamined. An example is furnished by the classification of the primarily graminicolous fungi formerly referred to *Helminthosporium* that have perfect states in *Pyrenophora*, *Cochliobolus*, and *Setosphaeria*.

PYRENOPHORA AND *COCHLIOBOLUS*

ELLIS (1962) limited *Helminthosporium* to species agreeing with the generic type, *H. velutinum* Link ex Ficinus & Schubert. In these species the conidia are acropleurogenous. They develop from the sides of the conidiophore below the elongating conidiophore apex, which forms a conidium at the tip only when growth ceases. Proliferation of the conidiophore, when it occurs with resumption of growth in favorable periods, is percurrent (LUTTRELL 1963). Conidial scars appear as simple pores in the conidiophore wall. Conidia typically are obclavate, thick-walled, and brown. The hilum, although flush, is dark, thick, and conspicuous. Conidial germ tubes are percurrent. Most species occur on dead woody substrates, and the conidiophores commonly are grouped on stromata. Ascigerous states are unknown.

* Department of Plant Pathology, University of Georgia, Athens, Georgia 30602, U.S.A.

Source : MNHN, Paris

The «graminicolous species» (DRECHSLER 1923), which ELLIS (1962) excluded from *Helminthosporium*, were divided between the subgenera *Cylindro-Helminthosporium* and *Euhelminthosporium* by NISIKADO (1928). The subgenus *Cylindro-Helminthosporium* was raised to generic rank as *Drechslera* by ITO (1930), and SUTTON (1976) proposed conservation of *Drechslera* Ito, 1930, against *Angiopoma* Lév., 1841. ELLIS (1971) and CHIDAMBARAM, MATHUR, and NEERGAARD (1973) followed SUBRAMANIAN and JAIN (1966) in expanding *Drechslera* to include the species in the subgenus *Euhelminthosporium* as well as those in the subgenus *Cylindro-Helminthosporium*. SHOEMAKER (1959), however, proposed the genus *Bipolaris* for the species in the subgenus *Euhelminthosporium* and maintained *Drechslera* as delimited by ITO (1930).

Both *Drechslera* and *Bipolaris* differ from *Helminthosporium* in that the conidia develop at the tips of successive lateral proliferations of the conidiophores (sympodulae) and are pseudopleurogenous (LUTTRELL 1963). Conidial scars appear as flat, ringed pores in the conidiophore wall. These species are common parasites of grasses although many occur on other monocots and dicots. In *Drechslera* (SHOEMAKER 1962) conidia typically are straight, cylindric, or obclavate-cylindric, and subhyaline to pale brown. Conidial germ tubes are lateral (LUTTRELL 1963) and may arise from intercalary as well as terminal cells. In *Bipolaris* conidia typically are fusoid, frequently curved, and darker brown. Conidial germ tubes are semiaxial, arising singly from the tips of the terminal cells. These differences do not seem to be of great significance; nevertheless, they are correlated with the type of ascigerous state produced. In all species of *Drechslera* in which the ascigerous state is known it is in *Pyrenophora*; in all species of *Bipolaris* in which the ascigerous state is known it is in *Cochliobolus* (LUTTRELL 1958; ELLIS 1971). The prediction is that the ascigerous states of all species of *Drechslera* will prove to be *Pyrenophora* spp.; the ascigerous states of all species of *Bipolaris* will prove to be *Cochliobolus* spp. The apparently minor conidial state characters distinguishing *Drechslera* and *Bipolaris* assume importance as they are considered, along with ascigerous state characters, as parts of the patterns of correlated characters on which the separation of two obviously distinct groups of fungi is based and as they are used to predict the ascigerous state. The question is one of conidial state nomenclature. There is no requirement that the existence of two distinct groups, as indicated by the differences in ascigerous states, be reflected in the nomenclature of the conidial states, nor that conidial state names be applied at all (ELLIS 1971; KENDRICK & CARMICHAEL 1973). A uniform conidial state nomenclature, however, is convenient for fungi such as these in which the conidial states are commonly associated with diseases of plants, whereas the ascigerous states are rarely found and often can only be inferred from conidial state characters because of inconsistencies in the production of ascigerous states in culture. In practical identification *Drechslera* and *Bipolaris* may be easily distinguished by conidial state characters.

Source : MNHN, Paris

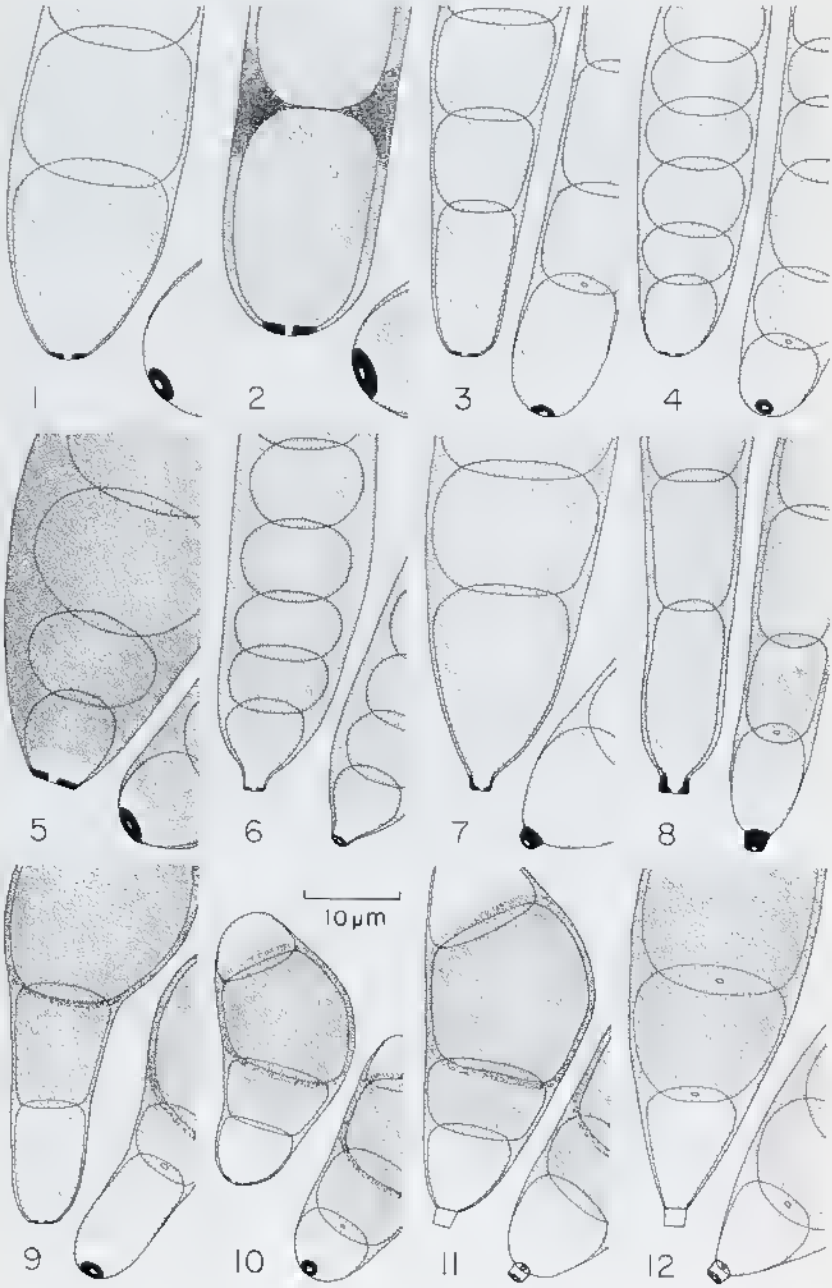
SETOSPHAERIA

In *Drechslera* spp., except for the completely aberrent *D. gigantea* (Heald & Wolf) Ito (DRECHSLER 1923), and in most of the species SHOEMAKER (1959) placed in *Bipolaris* the conidial hilum is flush or «within the contour of the spore wall» (DRECHSLER 1923). The hilum consists of a thickening and darkening of the conidium wall in a ring-shaped area surrounding the basal pore. The hilum may be thin and inconspicuous as in *D. dictyoides* (Drechs.) Shoemaker (Fig. 1), *B. maydis* (Nisikado) Shoemaker (Fig. 3), and *B. cynodontis* (Marig.) Shoemaker (Fig. 4). In species of *Drechslera* such as *D. poae* (Baudys) Shoemaker (Fig. 2) and *D. campanulatum* (Lév.) Sutton (= *D. verticillata* (O'Gara) Shoemaker) (SUTTON 1976) the hilum may be thickened until it protrudes slightly as a dome-shaped structure that becomes very dark and conspicuous. In species of *Bipolaris* such as *B. sorokiniana* (Sacc. in Sorok.) Shoemaker (Fig. 5) the hilum is thickened and truncated and protrudes beyond the contour of the basal cell wall. These are relatively minor variations. A more striking variation is the structure (Fig. 7, 8) that has been referred to as the protuberant hilum. Here the wall of the conidium in a small area at the base extends abruptly into a nearly cylindrical or truncated-conical protrusion. The hilum, as indicated by thickening and darkening of the wall, extends across the base of the protrusion and up the lateral walls to the point at which the abrupt change in the contour of the basal cell wall occurs. The protuberant hilum was used as a primary key character by LUTTRELL (1951) and ELLIS (1971).

The first ascigerous state discovered for a species with a protuberant hilum, *Bipolaris turcicum* (Pass.) Shoemaker (Fig. 7), proved to be quite different from *Cochliobolus* and was tentatively assigned to *Trichometasphaeria* (LUTTRELL 1958). This and the similar ascigerous states of related species were transferred to the new genus *Setosphaeria* by LEONARD and SUGGS (1974). At the same time LEONARD and SUGGS (1974) placed the conidial states with a protuberant hilum in the new *Exserohilum*. The same argument applied to the separation of *Bipolaris* and *Drechslera* applies to the separation of *Exserohilum*. The protuberant hilum becomes significant because it is part of the pattern of characters that defines the perfect fungus (i. e., known in all of its states) *Setosphaeria*. The protuberant hilum is a convenient character for recognizing the conidial states. The genus *Exserohilum* brings together these apparently related conidial states and predicts that in species for which the ascigerous states are unknown they will prove to be *Setosphaeria* spp.

A challenge to the predictive value of the protuberant hilum within the genus *Bipolaris* comes from *B. micropa* (Drechs.) Shoemaker. LUTTRELL (1951, 1958) included *B. micropa* among the species with a protuberant hilum. This character would predict *Setosphaeria* as the ascigerous state. Yet, DRECHSLER (1934) reported once finding immature *Cochliobolus* ascocarps in cultures of *B. micropa*; and LUTTRELL (1958; 1973, p. 141, fig. 3 B) once obtained mature ascocarps in matings of *B. micropa* and reisolated from single ascospores

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

cultures producing the conidial state. Reexamination of the conidia of *B. micropa* (Fig. 6) shows that the hilum is not like that in *Exserohilum turcicum* (Pass.) Leonard & Suggs (Fig. 7) and *E. prolatum* Leonard & Suggs (Fig. 8). The structure of the basal cell of the conidium is, as DRECHSLER (1923) originally illustrated and described it, «approximately obconical, tapering uniformly to a width of 2-3 μm, then produced as a very short prolongation terminating in a hilum». The inconsistency between ascigerous state classification and assumed conidium morphology merely points out a careless misinterpretation (LUTTRELL 1958) of data clearly presented in the original publication (DRECHSLER 1923).

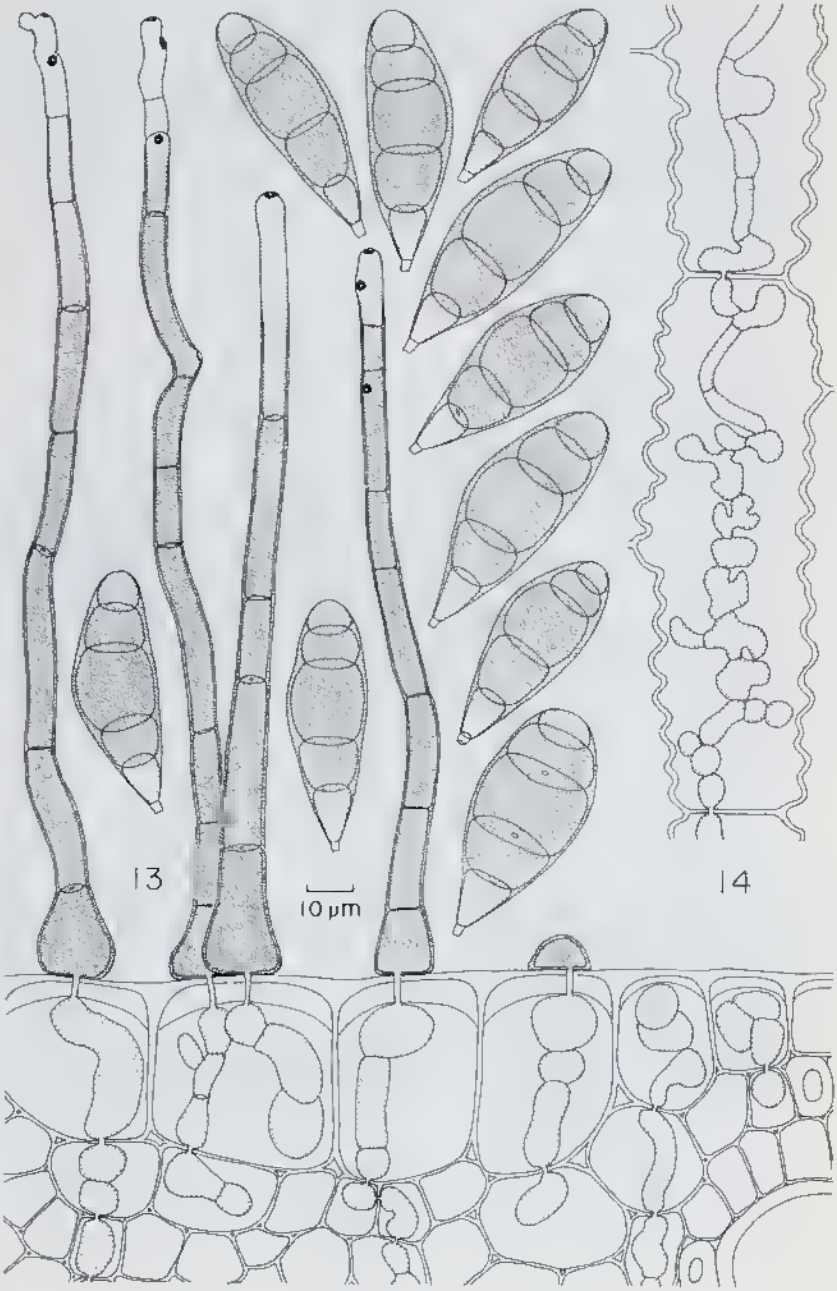
COCHLIOBOLUS - CURVULARIA

Curvularia (BOEDIJN 1933) is distinguished by the typically 3-septate conidia (*lunata* group) or 4-septate conidia (*geniculata* group) with the third cell from the base disproportionately large and often gibbous, thicker walled, and darker than other cells, particularly the end cells, which tend to remain hyaline. The conidia tend to be more or less strongly curved. In the *maculans* group the two middle cells of the 3-septate conidia are enlarged and differenciated. Two-thirds of the species of *Curvularia* (ELLIS 1966, 1971) have a flush hilum (Fig. 9, 10) as in *Bipolaris*. The hilum usually is inconspicuous but may be thick and dark and appear to protrude slightly, as in *B. sorokiniana*, in some species such as *C. geniculata*. LUTTRELL (1956) emphasized the presence of a protruding hilum in *C. trifolii* (Kauffm.) Boedijn (Fig. 11) as a diagnostic character and ELLIS (1966, 1971) used the protuberant hilum (Fig. 11, 12) as his primary character in keys to species of *Curvularia*.

Discovery of *Cochliobolus* ascigerous states for three species of *Curvularia* in which the conidial hilum was flush, *C. intermedia* Boedijn in the *maculans* group (NELSON 1960), *C. lunata* (Wakker) Boedijn in the *lunata* group (NELSON and HAASIS 1964), and *C. geniculata* (Tracy & Earle) Boedijn in the *geniculata* group (NELSON 1964), supported the inclusion of the *maculans* group in the same genus with the *lunata* and *geniculata* groups and suggested a close relationship between *Curvularia* spp. with a flush hilum and *Bipolaris* spp. Likewise, the presence of a protuberant hilum in other species of *Curvularia* suggested a relationship with *Exserohilum* and the probability that the ascigerous states would prove to be *Setosphaeria* spp. When the ascigerous state of a species with a protuberant hilum, *C. cymbopogonis* (C.W. Dodge) Groves & Skolko, was discovered, however, it also proved to belong in *Coch-*

Pl. 1. — Fig. 1-12. Structure of conidial hilum in species of *Drechslera*, *Bipolaris*, *Exserohilum* and *Curvularia*. Left, base of conidium with hilum shown in optical longitudinal section. Right, hilum in oblique face view. All to scale in Fig. 10. — 1: *D. dictyoides* 2: *D. poae*. 3: *B. maydis*. 4: *B. cynodontis*. 5: *B. sorokiniana*. 6: *B. micropa*. 7: *E. turcicum*. 8: *E. prolatum*. 9: *C. rabusta* Kilpatrick & Luttrell. 10: *C. lunata*. 11: *C. trifolii*. 12: *C. cymbopogonis*.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

liobolus (HALL and SIVANESAN 1972). This apparent inconsistency leads to a reexamination of data taken on a collection of *Curvularia cymbopogonis* (IMI 48002a) sent to me on loan by Dr. M. B. ELLIS.

Conidiophores of *Curvularia cymbopogonis* on the upper surface of the host leaf arise from penetration pegs emerging through the outer walls of the epidermal cells from the intracellular mycelium (Fig. 13, 14). The third cell from the base of the brown, ellipsoidal conidium is swollen but not differentiated otherwise from the adjacent cells. The basal cell is paler and terminates in a protuberance as prominent as that in any species of *Curvularia*. This protuberance appears to be an appendiculate cell cut off from the basal cell of the conidium by a perforate septum (Fig. 14). The hilum proper is limited to the flat distal end of this appended cell. Structure of the basal protrusion appears to be the same in the similar conidia of *C. andropogonis* (Zimm.) Boedijn. The structure of the basal protuberance in the smaller conidia of *C. trifolii* and *C. protuberata* Nelson & Hodges is more difficult to define. In some aspects the protuberance seems to be delimited by a perforate septum as shown in Fig. 11. In others the septum seems to be lacking, or the appearance of a perforate septum is given by an annular thickening and darkening of the conidium wall at the proximal end of the protrusion. The protrusion may darken with age, and the wall across the distal end and, to a lesser extent, around the proximal end may become thickened. In median optical section the protrusion then has the appearance of a box with a pale area in the center as shown in the photograph of a conidium of *C. trifolii* by MORGAN-JONES and KARR (1976, p. 562, fig. 3D). The important point, however, is that this structure is recognizably different from the protuberant hilum with thickened lateral walls in *Exserohilum*. It commonly has the appearance of an appendiculate cell and has consistently been so illustrated in the past (ELLIS 1966; MORGAN-JONES & KARR 1976). The structure of the basal protrusion evidently varies among species of *Curvularia*. A delimiting septum is definitely lacking in *C. harveyi* Shipton (ELLIS, 1966, p. 7, fig. 4) and in *C. gudauskasii* Morgan-Jones & Karr (MORGAN-JONES & KARR 1976, p. 560, fig. 1A). The basal structure in these species, however, more nearly resembles that in *Bipolaris micropa* (Fig. 6).

CONCLUSION

The difference between the protuberant conidial hilum in certain *Curvularia* spp., in which it often has at least the appearance of a basal appendiculate cell, and the flush hilum in *Bipolaris* spp. is certainly as great as that between the protuberant hilum with thickened lateral walls in *Exserohilum* spp. and the *Bipolaris* hilum. Yet, hilum structure in *Exserohilum* is correlated with the

Pl. II. — Fig. 13-14. *Curvularia cymbopogonis*. Both to scale in Fig. 13. 13: Intracellular mycelium in host leaf, conidiophores, and conidia. 14: Surface view of host epidermal cells with intracellular mycelium.

Source : MNHN, Paris

ascigerous state; that in *Curvularia* is not. The significance of charactets can be determined only by classification. Apparently minor differences in conidial shape, germination, and hilum structure are useful in distinguishing the *Pyrenophora-Drechslera* and *Setosphaeria-Exserohilum* groups. More pronounced variations in conidial shape, cell differentiation, and hilum structure are accomodated within the *Cochliobolus-Bipolaris-Curvularia* group. Inconsistencies between data and classifications may require reexamination of structures for apparently insignificant variations that previously have seemed unimportant. A classification, consequently, has the additional function of drawing critical attention to the data it incorporates.

LITERATURE CITED

BOEDIJN K. B., 1933 — Ueber einige phragmosporen Dematiazeen. *Bull. Jard. Bot. Buitenzong*, Ser. III, 13 : 120-134.

CHIDAMBARAM P., MATHUR S. B. & NEERGAARD P., 1973 — Identification of seed-borne *Drechslera* species. *Friesia* 10 : 165-207.

DRECHSLER C., 1923 — Some graminicolous species of *Helminthosporium*. *J. J. Agr. Res.* 24 : 641-739.

DRECHSLER C., 1934 — Phytopathological and taxonomic aspects of *Ophiobolus*, *Pyrenophora*, *Helminthosporium*, and a new genus *Cochliobolus*. *Phytopathology* 24 : 953-983.

ELLIS M. B., 1962 — Dematiaceous Hyphomycetes : III. *Mycol. Pap.* 82 : 1-55.

ELLIS M. B., 1966 — Dematiaceous Hyphomycetes. VII : *Curvularia*, *Brachysporium*, *etc. Mycol. Pap.* 106 : 1-57.

ELLIS M. B., 1971 — Dematiaceous Hyphomycetes. *Commonwealth Mycol. Inst.*, Kew, 608 p.

HALL J. A. & SIVANESAN A., 1972 — *Cochliobolus* state of *Curvularia cymbopogonis*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 59 : 314-316.

ITO S., 1930 — On some new ascigerous stages of the species of *Helminthosporium* parasitic on grasses. *Proc. Imp. Acad. Tokyo* 6 : 352-355.

KENDRICK W. B. & CARMICHAEL J. W., 1973 — Hyphomycetes, pp. 323-509. In AINSWORTH G. C., SPARROW F. K. & SUSSMAN A. S. (Ed.), *The Fungi*, vol. IV A. Academic Press, New York.

LEONARD K. J. & SUGGS E. G., 1974 — *Setosphaeria prolata*, the ascigerous state of *Exserohilum prolatum*. *Mycologia* 66 : 281-297.

LUTTRELL E. S., 1951 — A key to species of *Helminthosporium* reported on grasses in the United States. *Plant Dis. Reptr. Supplement* 201 : 59-67.

LUTTRELL E. S., 1956 — The separation of *Curvularia trifolii* and *C. lunata*. *Plant Dis. Reptr.* 40 : 57-60.

LUTTRELL E. S., 1958 — The perfect stage of *Helminthosporium turcicum*. *Phytopathology* 48 : 281-287.

LUTTRELL E. S., 1963 — Taxonomic criteria in *Helminthosporium*. *Mycologia* 55 : 643-674.

LUTTRELL E. S., 1973 — Loculoascomycetes, p. 135-219. In AINSWORTH G. C., SPARROW F. K. & SUSSMAN A. S. (Ed.), *The Fungi*, vol. IV A. Academic Press, New York.

Source : MNHN, Paris

MORGAN-JONES G. & KARR G.W. Jr., 1976 — Notes on Hyphomycetes. IX. A new species of *Curvularia*. *Mycotaxon* 3 : 559-563.

NELSON R.R., 1960 — *Cochliobolus intermedius*, the perfect stage of *Curvularia intermedia*. *Mycologia* 52 : 775-778.

NELSON R.R., 1964 — The perfect stage of *Curvularia geniculata*. *Mycologia* 56 : 777-779.

NELSON R.R. & HAASIS F.A., 1964 — The perfect stage of *Curvularia lunata*. *Mycologia* 56 : 316-317.

NISIKADO Y., 1928 — Studies on the *Helminthosporium* diseases of Gramineae in Japan. *Ohara Inst. Agr. Res. Special Rept.* 4 : 1-394 (In Japanese, English descriptions; English summary in Ber. Ohara Inst. landwirtsch. Forsch. Kurashiki 4 : 111-126. 1929).

SHOEMAKER R.A., 1959 — Nomenclature of *Drechslera* and *Bipolaris*, grass parasites segregated from «*Helminthosporium*». *Can. J. Bot.* 37 : 879-887.

SHOEMAKER R.A., 1962 — *Drechslera* Ito. *Can. J. Bot.* 40 : 809-836.

SUBRAMANIAN C.V. & JAIN B.L., 1966 — A revision of some graminicolous *Helminthosporia*. *Curr. Sci.* 35 : 352-355.

SUTTON B.C., 1976 — *Angiopoma* Lév., 1841, an earlier name for *Drechslera* Ito, 1930. *Mycotaxon* 3 : 377-380.

Source : MNHN, Paris

Commission paritaire n° 58611 22 novembre 1976
Dépôt légal : n° 619 - Août 1977 - Imp. Vial, 91410 Dourdan

Source : MNHN, Paris